

N° d'ordre

UNIVERSITE TOULOUSE III – PAUL SABATIER
U.F.R. Sciences de la Vie

THESE

Pour obtenir le grade de

DOCTEUR DE L'UNIVERSITE TOULOUSE III

Discipline : Ecologie

Présentée et soutenue

par

Jacques TASSIN

le 24 Janvier 2002

**DYNAMIQUES ET CONSEQUENCES DE L'INVASION
DES PAYSAGES AGRICOLES DES HAUTS DE LA REUNION
PAR *ACACIA MEARNsii* DE WILD.**

Directeur de thèse : Jacques LAUGA

JURY

M. J. LAUGA	Professeur, Université Toulouse III	Président
M. E. BRUZZESE	Directeur du KETRI, Frankston, Australie	Rapporteur
M. R. PRODON	Professeur, Université Montpellier II	Rapporteur
M. J-C RAMEAU	Professeur, ENGREF Nancy	Rapporteur
M. G. BALENT	Directeur de recherche, INRA Toulouse	Examineur
M. F. HOULLER	Chef de Département FMN, INRA Montpellier	Examineur
M. B. MALLET	Chef de Programme AP, CIRAD-Forêt Montpellier	Examineur

Remerciements

Parvenu au terme de l'exercice, je mesure combien le parcours accompli dans cette thèse se mesure à l'aune de rencontres, d'échanges et de partage.

Gérard Balent, dont j'ai apprécié l'homme et la générosité dans la communication de son savoir, m'a accompagné tout au long de mon cheminement, sans relâcher sa confiance et ses encouragements à mon égard. Qu'il me soit accordé de lui réserver l'essentiel de ma gratitude.

Je voue également une sincère reconnaissance :

- à Jacques Lauga, qui a bien voulu assurer la direction universitaire de ma thèse,
- aux autres membres du jury, Eligio Bruzzese, François Houiller, Bernard Mallet, Roger Prodon et Jean-Claude Rameau, qui me sont venus en aide dans des lieux aussi différents que Toulouse, Montpellier, Saint-Pierre ou Melbourne,
- à Jacques Valeix, qui a accepté que je réalise cette thèse au sein du CIRAD-Forêt et dans le cadre de mon affectation à La Réunion,
- à Paul Gener, qui m'a aidé à défendre mon projet de thèse auprès des différents partenaires,
- à Philippe Berne, Jean-Claude Futhazar, Marlène Hoareau et Rémy Durand, qui m'ont accordé leur confiance et le soutien financier de la Région-Réunion,
- à Jean-Noël Eric Rivière, observateur d'exception qui m'a considérablement aidé dans le recueil des données,
- à Claire Cuntz, Jean-Michel Médoc, Vincent Bénard et Yves Durand, stagiaires et VATs qui ont également contribué au recueil des données,
- à Catherine Gérard, Micheline Lebrun et Chantal Terrentroy qui ont facilité mes recherches documentaires,
- au personnel des Archives Départementales, du Fonds Local de la Bibliothèque départementale, du centre de documentation de la Chambre d'Agriculture et de l'Université de La Réunion, qui m'ont permis d'accéder à de nombreux documents,
- à Aline Bruzzese, Jean-Louis Saggioco, John Weiss, Franz Mahr et Ian Faithfull qui, avec Eligio Bruzzese, m'ont accueilli à Frankstown.

Mais l'expression la plus tendre de ma gratitude revient aux miens : Anne, mon épouse, Marjolaine, Pierre et Baptiste, mes enfants, soutien de tous les jours, dont je sais qu'ils ont eu à souffrir de mes absences. A mon père, à ma mère dont la mémoire m'accompagne pour clore cette page, je témoigne enfin de mon affectueuse reconnaissance.

TABLE DES MATIERES

INTRODUCTION : FOURNIR UN DIAGNOSTIC SUR L'INVASION D'UN ARBRE EXOTIQUE DANS DES PAYSAGES AGRICOLES.....	1
1. La colonisation des paysages agricoles : un terrain de recherche privilégié pour l'écologie	1
1.1. Un objet de développement et d'aménagement du territoire.....	1
1.2. Fournir les bases méthodologiques d'un diagnostic visant à caractériser la dynamique et l'effet de l'invasion de friches agricoles par une essence ligneuse.....	2
2. Envisager le processus d'invasion et ses effets selon différents niveaux d'organisation du vivant	3
2.1. Se positionner à l'interface d'une plante, d'un milieu et d'une histoire.....	3
2.2. Contribuer à évaluer l'impact des invasions en utilisant une approche hiérarchique.....	4
3. Organisation de la thèse	5
 PARTIE I. DECRIRE LE PROCESSUS D'INVASION SELON UNE APPROCHE HIERARCHIQUE POUR MIEUX EN ANALYSER LES MECANISMES ET LES EFFETS SUR LA BIODIVERSITE	 6
A. L'ÉCOLOGIE SYSTEMIQUE COMME CADRE THEORIQUE D'ANALYSE BIOLOGIQUE	7
1. L'organisation hiérarchique des systèmes écologiques : concepts et conséquences	7
1.1. Un concept-clé : le vivant est organisé en entités hiérarchisées.....	7
1.2. Choisir une hiérarchie pertinente de niveaux d'organisation et l'envisager selon une gamme d'échelles appropriée	7
a. Opter entre différentes hiérarchies	7
b. Identifier une gamme pertinente d'échelles d'observation	9
2. La diversité biologique : une propriété émergente des systèmes écologiques	11
2.1. Le concept de biodiversité.....	11
a. La variabilité du façonnage du milieu sur le vivant.....	11
b. La variabilité des assemblages d'espèces : de la niche écologique aux modèles stochastiques.....	11
c. La valeur de la diversité du vivant	12
2.2. Les fonctions écologiques de la diversité biologique : principales hypothèses.....	12
a. L'hypothèse d'additivité.....	13
b. L'hypothèse de redondance.....	13
c. L'hypothèse idiosyncratique.....	14
2.3. Les spécificités de la biodiversité en milieu insulaire	14
a. L'insularité.....	14
b. Les ajustements écologiques sur les îles : le syndrome d'insularité	15
c. Schéma de succession dans la colonisation insulaire	15
2.4. Mesurer et évaluer la biodiversité	16
a. Mesurer la richesse spécifique.....	16
b. Évaluer la biodiversité	17
2.5. La diversité le long de gradients altitudinaux.....	17
a. Des modèles controversés	17
b. Richesse spécifique en altitude moyenne.....	17
c. Amplitudes altitudinales	18
3. La perturbation vue comme moteur des changements de communautés.....	18
3.1. La perturbation d'un système écologique correspond au dérangement de sa structure minimale.....	18
a. Un changement de structure minimale aux conséquences écologiques majeures.....	19
b. Une première conséquence méthodologique : déterminer un état de référence	19
c. Spécificité des perturbations d'origine humaine.....	19
d. La perturbation est un concept lié à celui de la diversité.....	20

3.2. La colonisation des perturbations.....	20
a. La succession végétale	21
b. Les phases de la succession correspondent à des modes de dispersion particuliers	21
c. Les attributs vitaux discriminent les réponses des espèces aux perturbations	23
4. Les invasions de plantes, une menace majeure pour la conservation de la biodiversité ...	23
4.1. Un concept basé sur l'extension de l'aire de répartition	23
a. Un concept d'ordre biogéographique	23
b. L'invasion dérive de l'introduction.....	25
4.2. Conséquences écologiques des invasions de plantes.....	25
a. Des effets évalués de manière récente, souvent en dehors de cadres d'étude standardisés.....	25
b. Effets directs sur la composition et la structure des communautés.....	26
c. Modification des grands processus écologiques	26
d. Colonisation des taches d'invasion par des plantes indigènes	26
4.3. Prédicibilité des invasions : des traits de vie aux groupes fonctionnels	27
a. Problématique générale	27
b. Les modèles prédictifs de plantes envahissantes basés sur des caractères biologiques restent peu efficaces	27
c. Groupes fonctionnels et invasions.....	28
d. Les mimosacées exotiques à La Réunion.....	29
4.4. L'invasibilité : une propriété émergente des systèmes écologiques	29
a. Qu'est-ce que l'invasibilité ?	29
b. Invasibilité et diversité biologique	30
c. Invasibilité et perturbations	30
d. Les îles sont souvent envahies et particulièrement vulnérables aux invasions, mais ne sont pas particulièrement invasibles	30
e. Conséquences sur la lutte conytre les plantes envahissantes	31
4.5. Vers une trame méthodologique commune pour mesurer les effets des plantes envahissantes	33
a. Définir l'impact.....	33
b. Au-delà de l'évolution de la richesse : évaluer les changements induits par une invasion dans la composition des communautés	34
c. Des effets synergiques sont possibles dans les cas d'invasions multiples	34
d. Comparer les impacts.....	35
e. Intégrer la perception de l'impact par les usagers.....	35
B. LA REUNION : UNE ILE MONTAGNEUSE TROPICALE.....	36
1. L'environnement physique	36
1.1. Une île océanique tropicale	36
a. Une île océanique vraie.....	36
b. Une formation volcanique jeune	36
c. Un milieu très contrasté	36
1.2. Principales données du climat	37
a. Les précipitations.....	37
b. Les températures	37
2. Le peuplement naturel	37
2.1. Composition de la flore indigène	37
a. Approche biogéographique du peuplement végétal	37
b. Endémisme de la flore	38
2.2. La végétation mésotherme hygrophile	40
a. Traits généraux	40
b. La forêt de bois de couleurs des Hauts	40
c. La forêt de Tamarins des Hauts	41
d. Dynamique des formations à A. heterophylla.....	41
e. La végétation des hautes altitudes.....	42
2.3. Le peuplement animal indigène	42
a. L'avifaune	42
b. Autres vertébrés	43

3. Une île colonisée par l'homme	43
3.1. Les grandes étapes de la valorisation agricole de l'île	43
a. De la colonisation à l'effondrement de la caféiculture	44
b. Une économie et une société fondées sur la plantation de la canne	44
c. La conquête des Hauts.....	44
3.2. L'épopée du géranium.....	44
a. La conjonction de trois événements déterminants.....	44
b. L'essor du géranium	45
c. Crises du géranium et récession de l'agriculture : un contexte favorable à l'émergence de nombreuses friches agricoles.....	45
d. L'utilisation de <i>A. mearnsii</i> dans le cycle de culture du géranium : de la jachère au début de l'invasion.....	46
e. Dynamique des friches agricoles à partir de 1965.....	47
3.3. Une histoire donnant lieu à une forte pression d'introduction de plantes	48
a. Le grenier à vivres du 16 ^{ème} au 18 ^{ème} siècle	48
b. La grande vague d'introduction du 19 ^{ème} siècle.....	49
c. La facilitation des transports et la mondialisation des échanges dans la seconde moitié du 20 ^{ème} siècle	49
C. DEMARCHE UTILISEE, DISPOSITIF DE RECHERCHE ET TRAITEMENTS STATISTIQUES	51
1. Formalisation des choix théoriques.....	51
1.1. L'invasion vue comme un processus hiérarchique	51
a. Justification	51
b. L'organisation hiérarchique de l'invasion comme base du plan d'étude de l'invasion d'une friche agricole.....	51
1.2. Conséquences méthodologiques sur le choix d'échelles d'analyse	52
a. Echelles spatiales d'observation.....	52
b. Echelles de temps.....	54
c. Conséquences sur le choix d'indicateurs de biodiversité	55
2. Dispositif de recherche	56
2.1. Un dispositif intégrant plusieurs niveaux d'organisation de l'invasion et de son impact sur la biodiversité.....	56
a. Au niveau de la graine	56
b. Au niveau de la gousse.....	56
c. Au niveau de l'arbre.....	56
d. Au niveau du boisement d'acacias	56
e. Au niveau des unités de paysages.....	58
2.2. Positionnement de l'étude dans les infrastructures rattachées à la thèse	58
a. Au sein du CIRAD-Forêt.....	58
b. Au sein de l'INRA.....	58
2.3. Le choix des bio-indicateurs	59
a. Intérêt de se situer au niveau des communautés	59
b. Végétation	60
c. L'avifaune.....	60
3. Organisation des analyses et traitements statistiques	61
3.1. La procédure expérimentale en écologie.....	61
3.2. Méthodes univariées : tests d'hypothèses utilisés	61
3.3. Apport des analyses multivariées	62
3.4. Analyses factorielles à un tableau	62
a. Analyse en composantes principales (ACP).....	62
b. Analyse factorielle des correspondances (AFC)	63
c. Analyses intra-classes et inter-classes.....	63
d. Ordination des espèces ou des relevés	63
e. Amplitude d'habitat et diversité écologique	64
3.5. Classification automatique	64
a. Classification ascendante hiérarchique (CAH).....	64
b. Agrégation autour des centres mobiles.....	64

3.6. Couplage de tableaux : liaisons espèces-environnement.....	65
Résumé – Partie I.....	66
 PARTIE II. PROCESSUS ET DYNAMIQUES DE COLONISATION DES PAYSAGES AGRICOLES.....	 67
A. LES PROCESSUS BIOLOGIQUES DE COLONISATION.....	67
1. A. mearnsii, une plante de caractère pionnier.....	67
1.1. Traits principaux de l'écologie du genre Acacia.....	67
a. Des stratégies de résistance à la sécheresse prédominantes.....	67
b. Un genre regroupant des espèces fortement compétitives à l'égard des communautés de plantes ...	67
c. Stratégies de reproduction	67
d. Dormance et germination.....	70
1.2. Taxonomie et nomenclature de A. mearnsii	70
a. Taxonomie : une appartenance à une section relativement peu spécialisée	71
b. Nomenclature de l'espèce	71
1.3. Description de A. mearnsii	72
a. Appareil végétatif : une biomasse foliaire élevée et une forte teneur en tannins.....	72
b. Pièces reproductrices : une forte allocation des ressources à la reproduction et une aptitude à la myrmécochorie.....	73
1.4. Reproduction de A. mearnsii	74
a. Morphologie et développement floral	74
b. Des fleurs auto-incompatibles.....	74
c. Hybridation	74
1.5. Ecologie de A. mearnsii	75
a. Caractéristiques de l'aire naturelle d'origine	75
b. Aires d'introduction et limites climatiques.....	75
c. Autoécologie.....	77
1.6. Intérêt économique	79
a. Utilisation.....	79
b. Sylviculture.....	80
1.7. Conclusion : un ensemble de traits biologiques favorables à la colonisation de perturbations	80
2. Variabilité des cycles de reproduction selon l'altitude.....	82
2.1. Méthodologie	82
a. Démarche et positionnement des sites.....	82
b. Recueil des données météorologiques.....	82
c. Variation altitudinale du nombre de graines par gousse	82
d. Variation altitudinale de la phénologie de la reproduction	83
e. Analyse du processus de déhiscence de la gousse.....	83
f. Etude de la pluie de graines.....	83
2.2. Variation du nombre de graines par gousse	84
a. Résultats de l'échantillonnage altitudinal sur A. mearnsii	84
b. Eléments de comparaison avec A. dealbata	86
2.3. Variation altitudinale de la floraison.....	86
a. La densité de formation des capitules met en évidence un gradient altitudinal marqué.....	86
b. Une variabilité inter-arbres élevée	88
c. Ouverture des fleurs : un gradient altitudinal encore bien présent.....	88
2.4. Variation altitudinale de la fructification	91
a. Le stade de la nouaison : un stade-clé difficile à appréhender.....	91
b. Formation de gousses.....	91
c. Maturation des gousses : avant déhiscence.....	91
d. Maturation des gousses : après déhiscence	92
2.5. Variation altitudinale de la pluie de semences	92
a. Observations préliminaires sur la déhiscence de la gousse.....	92
b. Pluie de graines.....	95

c. Prédation des semences.....	97
d. Une dispersion des graines de <i>A. mearnsii</i> par les oiseaux est-elle envisageable ?	97
3. Etude de la germination	99
3.1. Méthodologie	99
a. Etude des effets du stade de développement de la gousse et de la position des graines au sein de la gousse sur la germination	99
b. Dormance et levée de dormance	99
3.2. Résultats	100
a. Effets de la maturation de la gousse sur la germination	100
b. Effet de la position de la graine dans la gousse	100
c. Délai d'entrée en dormance	100
d. Effet de la lumière sur la germination.....	102
e. Effet de la taille de la graine sur la germination.....	102
f. Effet d'un traitement thermique	103
B. ANALYSE DE LA DYNAMIQUE SPATIO-TEMPORELLE DE <i>A. MEARNSII</i>	105
1. Méthodologie.....	105
1.1. Cartographie de l'invasion	105
a. Réalisation d'une carte vectorisée distinguant plusieurs types de taches boisées	105
b. Réalisation de cartes rasters destinées à appréhender la dynamique des paysages confrontés à l'invasion.....	105
1.2. Analyse statistique de la dynamique spatio-temporelle	107
a. Différencier les effets liés à la structure et au temps	107
b. Obtention d'une typologie de trajectoires et d'une typologie de fonctionnement	108
2. Extension des peuplements dans les Hauts.....	108
2.1. Hauts de l'Ouest.....	108
a. Année 1950.....	108
b. Année 1978.....	110
c. Année 1997.....	110
2.2. Hauts du Sud	110
a. Année 1959.....	110
b. Année 1978.....	112
c. Année 1997.....	112
3. Eléments d'analyse spatiale des peuplements	112
3.1. Distribution des peuplements selon la surface ou la forme	112
a. Répartition par surface	112
b. Répartition par indice de forme	114
3.2. Evaluation des surfaces	114
a. Utilisation des cartes vectorielles	114
b. Utilisation des grilles	114
4. Analyse des types structurels des stations	117
4.1. Structure générale des structures des stations	117
a. Hauts de l'ouest.....	117
b. Hauts du sud.....	117
4.2. Typologie des structures.....	118
a. Les types de structures des Hauts de l'Ouest.....	118
b. Les types de structures des Hauts du Sud.....	119
5. Typologie des trajectoires	124
5.1. Structure générale des trajectoires.....	124
a. Hauts de l'ouest.....	124
b. Hauts du sud.....	124
5.2. Types de trajectoires	125
a. Les types de trajectoires dans les Hauts de l'Ouest.....	125
b. Les types de trajectoires dans les Hauts du Sud.....	126

5.3. Distribution des dynamiques selon les types structurels des stations	128
<i>a. Hauts de l'Ouest</i>	128
<i>b. Hauts du Sud</i>	128
5.4. Conclusion	128
Résumé – Partie II	130
 PARTIE III. CONSEQUENCES SUR LA BIODIVERSITE DES PAYSAGES AGRICOLES	131
 A. IMPACT SUR L'AVIFAUNE, INDICATEUR DE BIODIVERSITE A L'ECHELLE DES PAYSAGES.....	132
1. Méthodologie	132
1.1. Questions de recherche à la base des analyses	132
<i>a. Dans quelle mesure l'invasion de l'acacia marque-t-elle la composition de l'avifaune ?</i>	132
<i>b. Identifier des gradients écologiques</i>	132
1.2. Organisation des analyses	
<i>a. Types d'analyse requis</i>	132
<i>b. Critères de stratification d'échantillonnage</i>	134
1.3. Recueil des données	134
<i>a. La méthode des points d'écoute</i>	134
<i>b. Application aux campagnes de relevés</i>	136
<i>c. Mesure des descripteurs du milieu</i>	136
<i>d. Description des paysages</i>	136
2. Résultats : variation altitudinale de la composition de l'avifaune	138
2.1. Répartition des espèces le long du gradient	138
<i>a. Positions altitudinales moyennes : une occupation discontinue du gradient</i>	138
<i>b. Amplitude altitudinale</i>	139
<i>c. Amplitude d'habitat</i>	139
2.2. Variation de la richesse spécifique avec l'altitude	141
<i>a. La variation altitudinale de la richesse diffère selon le statut biogéographique des communautés</i>	141
<i>b. La richesse spécifique et l'abondance sont fortement corrélées</i>	141
3. Relation entre avifaune et milieu au niveau des paysages	142
3.1. Positionnement des espèces à la moyenne des variables de milieu	142
<i>a. Justification préalable de l'expression des données en présence-absence</i>	144
<i>b. Position moyenne de chaque espèce</i>	144
3.2. Lien entre avifaune et structure des paysages	144
<i>a. Influence des variables de milieu dans la composition de l'avifaune</i>	144
<i>b. Typologie des assemblages d'espèces à partir de l'AFCVI</i>	144
<i>c. Analyse avec élimination de l'effet altitude</i>	145
<i>d. Conclusion sur l'effet de l'invasion de A. mearnsii sur l'avifaune terrestre à l'échelle du versant sous le vent</i>	149
4. Analyse de la distribution de l'avifaune dans les zones envahies d'acacias	150
4.1. Richesse spécifique des peuplements de <i>A. mearnsii</i>	150
<i>a. Analyse inter-classes du tableau de relevés d'avifaune</i>	150
<i>b. Richesse spécifique des boisements d'acacias, en référence aux autres milieux forestiers</i>	150
4.2. Lien entre l'occupation des sols et l'avifaune dans les zones envahies	152
<i>a. Structure des données</i>	152
<i>b. Analyse factorielle des correspondances entre l'avifaune et le milieu</i>	152
4.3. Mise en évidence d'effets d'échelle au niveau de zones de 2 km x 2 km	153
<i>a. Présentation des quatre zones d'étude</i>	153
<i>b. Indices de diversité et taille du grain</i>	154
<i>c. Comportement d'espèces particulières</i>	157
 B. IMPACT SUR LA FLORE, INDICATEUR DE BIODIVERSITE A L'ECHELLE DES TACHES DE COLONISATION	163

1. Méthodologie.....	161
1.1. Organisation de l'étude	161
a. Questions de recherche à la base des analyses.....	161
b. Démarche générale	161
1.2. Sélection des sites : critères de stratification.....	161
a. L'altitude.....	162
b. L'âge du bois.....	162
c. La largeur du bois	162
d. Pertinence du choix des critères de stratification	162
1.3. Choix de la taille et de la forme des relevés, et détermination du nombre de relevés	164
a. Choix des bois	164
b. Choix de la taille des placettes.....	164
c. Positionnement des placettes.....	164
1.4. Relevés phytosociologiques	164
a. Relevés en sous-bois d'acacias	164
b. Relevés complémentaires le long du gradient altitudinal	165
1.5. Mesure des descripteurs du milieu	165
a. Descripteurs des sites.....	165
b. Descripteurs des bois	166
c. Descripteurs des stations.....	166
d. Traits de vie.....	168
 2. Résultats	 168
2.1. Distribution altitudinale de la flore exotique.....	168
a. Variation altitudinale de la richesse spécifique	168
b. Distribution de la flore le long du gradient altitudinal	168
2.2. Présentation de la flore relevée dans les friches colonisées par <i>A. mearnsii</i>	170
a. Ensemble de la flore.....	170
b. Espèces indigènes.....	170
c. Espèces exotiques.....	173
2.3. Analyse de la diversité floristique des sous-bois.....	173
a. Diversité régionale.....	173
b. Traits de vie.....	173
2.4. Analyse de la succession de végétation au sein des friches envahies par l'acacia	173
a. Première et deuxième années suivant l'abandon de la culture	173
b. Classe 2-5 ans	174
c. Classe 5-20 ans	174
d. Classes d'âge supérieur à 20 ans.....	176
e. Pourquoi certaines espèces apparaissent-elles particulièrement persistantes au sein de la succession ?.....	176
2.5. Colonisation des sous-bois par des plantes indigènes	177
a. Des espèces anémochores ou ornithochores.....	177
b. Effets de la structure du bois.....	177
c. Effets de la structure des paysages.....	179
d. Effets de l'âge.....	179
2.6. Analyse de la variabilité des assemblages floristiques au sein des friches colonisées	179
a. Une forte variabilité des assemblages floristiques avec l'altitude	179
b. Effet du vieillissement des bois d'acacias	184
2.7. Quels sont les principaux facteurs du milieu qui déterminent la variabilité de la composition floristique des sous-bois d'acacias ?	186
a. Relations entre variabilité floristique et variabilité mésologique	186
b. Importance relative des variables mésologiques étudiées.....	186
c. Un gradient lié à l'activité biologique des sols ?	186
 Résumé – Partie III.....	 187

DISCUSSION GENERALE	190
1. Schéma d'ensemble de l'étude	191
1.1. Organisation générale de l'étude	191
1.2. Intérêt d'une approche systémique	191
2. Les stratégies de reproduction de l'acacia.....	193
2.1. Une espèce colonisatrice	193
a. Des traits biologiques favorables à la colonisation	193
b. Une forte amplitude altitudinale	193
c. La bande 1100-1300 m d'altitude	194
d. De fortes différences avec les traits biologiques observés dans l'aire d'origine	196
e. Comparaison avec <i>Acacia dealbata</i>	196
2.2. Un cadre historique prédisposant pour l'invasion.....	196
a. Le rôle de l'utilisation agricole des sols.....	196
b. Un contexte climatique très favorable.....	197
c. Représentation synthétique.....	199
3. L'impact de <i>Acacia mearnsii</i> sur la biodiversité.....	201
3.1. Variation de la richesse spécifique avec l'altitude	201
a. Un modèle commun de variation altitudinale de la richesse	201
b. Hypothèse : un effet géométrique combiné à celui du gel.....	201
3.2. Une analyse hiérarchique de l'impact de l'invasion sur la biodiversité	202
a. Impact sur l'avifaune : d'importants effets d'échelles.....	202
a. L'effet de l'acacia sur les paysages, "vu" par les oiseaux	202
4. Prise en compte d'aspects non biologiques	205
4.1. Une composante manquante : l'impact visuel	205
4.2. L'invasion de <i>Acacia mearnsii</i> vue par les usagers	206
a. Un arbre associé à la période regrettée de pleine activité des Hauts	206
b. Les diverses valeurs sociales attribuées à <i>Acacia mearnsii</i> par les usagers	206
c. Valeurs attribuées par les gestionnaires	207
d. Conséquences : le coût social d'une lutte contre <i>Acacia mearnsii</i>	207
5. Propositions pour une gestion de l'invasion de <i>Acacia mearnsii</i>.....	208
3.2. Proposition d'un cadre de lutte hiérarchisé contre l'extension de <i>A. mearnsii</i> dans les Hauts.....	208
a. Réduire le nombre de graines formées.....	208
b. Agir sur la germination de la graine.....	209
c. Détruire les semenciers sur les fronts d'invasion.....	210
d. Intervenir au niveau des taches d'invasion : expérimenter une « colonisation assistée » de la végétation indigène	212
e. Gérer les situations agricoles pour mieux gérer l'invasion	210
f. Eviter de nouvelles introductions d' <i>A. mearnsii</i> sur l'île.....	210
6. Discussion générale dur l'invasion des paysages agricoles des Hauts de La Réunion par <i>Acacia mearnsii</i>	211
6.1. L'invasion : un concept encore flou	211
a. Une terminologie hétérogène	212
b. Invasion et colonisation	212
b. Invasion et succession	212
6.2. Référence à une paléo-invasion à La Réunion	213
REFERENCES BIBLIOGRAPHIQUES	I à XVIII

Complexity is not so much a matter of what occurs in nature as it is a consequence of how we choose to describe ecological situations (Allen et Hoekstra, 1992).

INTRODUCTION : FOURNIR UN DIAGNOSTIC SUR L'INVASION D'UN ARBRE EXOTIQUE DANS DES PAYSAGES AGRICOLES

1. LA COLONISATION DES PAYSAGES AGRICOLES : UN TERRAIN DE RECHERCHE PRIVILEGIE POUR L'ECOLOGIE

1.1. Un objet de développement et d'aménagement du territoire

Dans un contexte de récession agricole ou de recours à la pratique de la jachère longue, la colonisation de parcelles non cultivées par une ou plusieurs plantes ligneuses peut se manifester. Depuis 1970, les surfaces embroussaillées ont ainsi gagné 6,5 millions d'hectares en France, en partie prélevés sur les surfaces en herbes qui, dans le même temps, ont perdu 25 % de leur surface initiale (Babillot, 1996). Les *friches agricoles* sont devenues une composante majeure des paysages ruraux des pays régis par la communauté européenne. Pour le *Petit Robert*, la friche est une terre non cultivée. La définition de Laurent selon laquelle la friche désigne *toute parcelle antérieurement utilisée à des fins agricoles, qui n'est plus utilisée, qui n'a pas d'utilisation autre et qui, d'une façon générale, est couverte toute l'année d'une couche de végétation* est davantage explicite (Laurent, 1992). A La Réunion, le dernier recensement fait état de 56950 ha de friches pour une surface agricole utilisée (S.A.U.) de 43.350 ha (Pavageau, 2000). Aussi la valorisation de ces surfaces est-elle devenue l'une des pièces maîtresses de l'aménagement du territoire réunionnais, constituant par exemple l'un des principaux objets de réflexion retenus dans le cadre de la mise en place des prochaines Orientations Régionales Forestières.

Objet de développement et d'aménagement du territoire, les friches agricoles constituent également un modèle biologique privilégié pour les études de dynamique et de diversité (Debussche *et al.*, 1982 ; Falinska, 1999 ; Lavorel, 2000; Prieur-Richard *et al.*, 2000 ; Tilman et Downing, 1994). Plusieurs travaux récents sur les fonctions écologiques de la diversité ont utilisé les friches comme modèle (Tilman et Downing, 1994 ; Wilsey et Potvin, 2000). De même, les études portant sur les invasions de plantes trouvent dans les friches un terrain d'étude favorable (Prieur-Richard *et al.*, 2000; Ramakrishnan et Vitousek, 1989). En France métropolitaine, ces friches sont le plus fréquemment colonisées par des essences forestières autochtones pionnières comme *Betula pendula*, *Alnus glutinosa* ou *Prunus avium* (Prévosto et Agrech, 1998). Mais dans les territoires et départements français insulaires d'Outre-Mer, et pour des raisons qui seront discutées plus loin, la colonisation des friches relève principalement d'espèces exotiques. Dans ce cas, le mot *colonisation* revêt un sens biogéographique (Rejmanek, 1995) et peut être remplacé par le terme *invasion*, qui correspond à l'extension durable de l'aire de répartition d'une espèce nouvellement présente, *a priori* quelque soit son impact sur le milieu si l'on veut rester sur le seul terrain des mécanismes de colonisation (Williamson, 1996). Néanmoins, il faut considérer que ce terme d'invasion renvoie à une idée d'agression, y compris dans la pensée anglo-saxonne, et de ce fait est de plus en plus réservé aux espèces colonisatrices nouvelles en un lieu donné et ayant un impact élevé sur leur nouvel environnement (Davis et Thompson, 2000).

L'invasion peut en effet modifier le déroulement des successions végétales habituellement en place. Ses effets dans des friches agricoles portent à court terme sur les espaces ruraux ainsi investis, mais ils peuvent concerner à plus long terme d'autres types de milieux (forêt cultivée, espaces naturels) situés dans le voisinage et qui peuvent à leur tour être envahis et subir de lourds préjudices économiques, écologiques et sociaux. A la faveur de perturbations¹ du milieu plus ou moins récentes, des invasions d'arbres forestiers exotiques (ex : *Acer platanoides*, *Ailanthus altissima*, *Prunus serotina*, *Robinia pseudoacacia*, *Acacia dealbata*) sont ainsi observées en France métropolitaine. Dans les territoires d'Outre-Mer, de semblables invasions sont constatées en Nouvelle-Calédonie (ex : *Leucaena leucocephala*, *Melaleuca quinquenervia*), à Mayotte (ex : *Albizia lebbbeck*, *Spathodea campanulata*) ou dans les Iles Eparses (ex : *Casuarina equisetifolia*). A La Réunion et à l'exception d'une partie des terres jadis cultivées en coton, aujourd'hui recouvertes d'une savane herbeuse, les anciens terrains agricoles sont pratiquement tous colonisés par des espèces ligneuses dont les principales sont *Acacia mearnsii*, *Dichrostachys cinerea*, *Psidium cattleianum*, *Rubus alceifolius*, *Syzygium jambos*, *Tibouchina viminea* ou *Ulex europaeus* (Cadet, 1980 ; Tassin et Rivière, 1999). Au sein des espaces agricoles, les invasions ne se limitent pas aux zones en déprise et peuvent porter sur des espaces mis en valeur. Elles représentent alors une concurrence pour l'espace, que l'on peut voir comme une ressource pour l'agriculture. C'est le cas de *A. mearnsii* qui envahit les pâturages, d'une manière qui peut être considérée comme irréversible (Blanfort, 1998).

1.2. Fournir un diagnostic visant à caractériser la dynamique et l'effet de l'invasion de paysages agricoles par une essence ligneuse

Pour le décideur qui déploie sa propre grille de lecture mais aussi pour le scientifique qui en déploie une autre, les principales questions naturellement posées à l'égard de l'invasion des friches par une plante ligneuse exotique portent sur trois points : (1) les mécanismes d'invasion et notamment les prédispositions de la plante mais aussi et surtout du type de terrain envahi pour ce type d'invasion (« *comment cela se passe-t-il ?* ») ; (2) les conséquences écologiques mais aussi économiques et sociales de l'invasion (« *quels en sont les effets ?* » ?) ; (3) les types d'actions (récupération, lutte) à engager pour endiguer les conséquences les plus fâcheuses de l'invasion (« *que faut-il faire ?* »). Il appartient dès lors au chercheur écologue de couvrir ce questionnement sous le champ de ses propres compétences, tout en restant attentif aux interrogations plus larges du décideur, basées sur des projets, des usages ou des intérêts qu'il lui revient de traduire en politique d'aménagement.

L'exercice qui sous-tend le présent travail consiste à mener un travail de recherche visant à réaliser le diagnostic d'un processus d'envahissement et de ses conséquences. C'est donc au-delà de cette thèse que se situera la traduction de ce diagnostic en outil d'aide à la décision.

Les deux axes qui émergent dans cette étude ne sont pas disjoints l'un de l'autre : c'est en effet des mécanismes d'invasion et des facteurs d'invasibilité² des paysages agricoles que dépendent en partie les effets de l'invasion de la plante étudiée sur la biodiversité aux différentes échelles retenues. Cet exercice suppose une confrontation de regards qui, pour être recevable et valorisable, doit intégrer non seulement l'analyse de l'écologue, mais également le point de vue de l'usager. Il a donc été nécessaire, au stade de la discussion, d'étendre le regard de l'écologue auteur de l'exercice vers des objets de sociologie, en tenant précisément compte de la place de l'homme dans les mécanismes d'invasion des friches et la perception de celui-ci du phénomène d'invasion étudié. Au-delà de l'approche biologique, il s'est donc agi de comprendre quelles conjonctions d'événements socio-agricoles ont concouru à la formation de ces friches et de diagnostiquer leur histoire qui peut s'enraciner dans des événements très lointains. Mais il était également opportun de caractériser le produit de cette histoire que représentent ces friches envahies d'exotiques et d'en exprimer une valeur sociale.

¹ Le concept de perturbation est explicité dans la partie I.

² Le mot invasibilité est un néologisme dérivé du mot anglais *invasibility* dont le sens est explicité plus loin ; nous le conservons en l'absence de terme équivalent.

2. ENVISAGER LE PROCESSUS D'INVASION ET SES EFFETS SELON DIFFERENTS NIVEAUX D'ORGANISATION

Les approches récentes des invasions biologiques convergent vers la triple nécessité :

- de se placer sous l'angle d'une écologie fonctionnelle ne privilégiant pas la plante par rapport au milieu (Hobbs et Huenneke, 1992 ; Thomas, 1998 ; Zalba *et al.*, 2000) ;
- de considérer les invasions comme un phénomène certes particulier mais qu'il s'agit de ne pas dissocier des apports généraux de l'écologie moderne, notamment dans ce qui relève de la colonisation des systèmes écologiques perturbés (Davis *et al.*, 2000; Levine et D'Antonio, 1999 ; Parker *et al.*, 1999) ;
- de mieux évaluer les effets de l'invasion en procédant selon différents niveaux d'organisation (Parker *et al.*, 1999).

Conformément aux objectifs opérationnels de cette thèse et à la lumière des évolutions récentes quant à l'approche des invasions de plantes, deux principales questions sous-tendent ce travail conduit selon une approche hiérarchique : quels sont les mécanismes qui président à l'invasion des paysages agricoles par *Acacia mearnsii* à La Réunion, et quel en est l'impact ?

2.1. Se positionner à l'interface d'une plante, d'un milieu et d'une histoire

Le pouvoir d'invasion intrinsèque de certaines plantes (Baker, 1965) est un concept aujourd'hui à peu près abandonné, ou pour le moins réduit à des groupes taxonomiques restreints (Radford et Cousens, 2000; Rejmanek et Richardson, 1996) ou à des estimations statistiques (Binggeli, 1996 ; Williamson et Fitter, 1996). Le critère le plus pertinent pour prédire une invasion réside dans le fait que l'espèce s'est déjà révélée envahissante en un autre endroit du monde, mais ce critère tautologique reste d'une valeur écologique bien faible puisqu'il consiste simplement à préciser qu'une espèce envahissante quelque part, est une espèce potentiellement envahissante ailleurs. L'histoire du milieu et notamment de ses perturbations (Lavorel *et al.*, 1998; McIntyre *et al.*, 1999), les fluctuations de la mise à disposition de ses ressources (Davis *et al.*, 2000), et les variations de la diversité biologique (Levine et D'Antonio, 1999 ; Prieur-Richard *et al.*, 2000; Rejmanek, 1996) apparaissent davantage pertinentes pour prédire les phénomènes d'invasion.

En revanche, l'étude de la biologie de la plante et tout particulièrement de ses stratégies de dispersion et de germination nous renseigne efficacement sur les mécanismes d'invasion et constitue à ce titre une base très informative quant aux mécanismes d'invasion d'un milieu par une plante, ainsi qu'en témoignent de nombreux exemples (Bass, 1990 ; Brown et Carter, 1998 ; D'Antonio, 1990 ; Drake, 1998; Glyphis *et al.*, 1981 ; Grice, 1996 ; Huenneke et Vitousek, 1990 ; Scott, 1996 ; Vitousek et Walker, 1989 ; Weiss, 1984 ; Wester et Wood, 1977). En retour, certaines caractéristiques des perturbations déterminent quels traits biologiques sont pertinents pour comprendre la réponse des communautés (Lavorel, 2000). Les études de colonisation de perturbations naturelles et expérimentales montrent par exemple que la date de perturbation détermine la composition taxinomique de la communauté, en relation avec les aptitudes germinatives des espèces, la disponibilité en graines dans le sol ainsi que la taille des semences (Lavorel *et al.*, 1994 ; Rees, 1995 ; Thébaud et Strasberg, 1997). A ce titre, nous avons choisi d'accorder une place importante à l'étude de la production, de la dispersion et de la germination des semences d'*A. mearnsii*, en recherchant au travers de ces éléments les traits fonctionnels favorables dont dispose cette espèce par rapport à des groupes fonctionnels particuliers pour la colonisation de perturbations.

L'un des principaux enjeux de la présente étude est de fournir des éléments sur la biologie de la reproduction de *A. mearnsii* permettant de comprendre de quels avantages fonctionnels cet arbre dispose pour envahir les paysages agricoles, en fonction de la nature et de l'histoire de ces derniers.

2.2. Contribuer à évaluer l'impact des invasions en utilisant une approche hiérarchique

Divers auteurs ont récemment relevé l'absence de cadre théorique et méthodologique pour l'évaluation de l'impact écologique d'espèces envahissantes (Parker *et al.*, 1999; Walker et Smith, 1997; Williamson, 1998), domaine pour lequel les études détaillées restent peu nombreuses (Braithwaite *et al.*, 1989; Costello *et al.*, 2000; Holmes et Cowling, 1997; Lavergne *et al.*, 1999; Lee, 1986; Ogle *et al.*, 2000; Pickart *et al.*, 1998; Samways *et al.*, 1996; Scowcroft, 1997; Shimizu et Tabata, 1985; Vitousek et Walker, 1989; Witkowski, 1991) au regard de l'abondante littérature réservée aux invasions biologiques. La première conséquence rejaillit sur le terme même d'invasion : comment définir une invasion comme étant une colonisation nouvelle ayant un impact sur son nouvel environnement, comme le recommandent Davis et Thompson (2000), dès lors que l'on n'est pas en mesure de fournir une évaluation standardisée de ce dernier ? Aussi apparaît-il préférable, de s'en tenir à la définition de Williamson (1996) qui dissocie le concept d'invasion de l'importance de son impact.

L'absence de cadre méthodologique commun dans l'évaluation de l'impact des invasions a pour conséquence essentielle et immédiate la difficulté de procéder à des comparaisons et donc à une hiérarchisation des impacts de manière à décider de priorités d'actions. De telles hiérarchisations existent mais restent basées sur des approches sommaires et pas toujours reproductibles d'une situation à l'autre (Hiebert et Stubbendieck, 1993; Macdonald *et al.*, 1991). Une grande difficulté dans les tentatives de généralisation de phénomènes écologiques tient d'une non prise en compte des effets d'échelle (Wiens, 1989). Dès lors, la proposition de Parker et ses collaborateurs d'approcher l'impact d'une invasion biologique en décomposant cet impact comme étant le produit de la surface occupée, de l'abondance des organismes envahissants considérés et de l'impact par individu ne peut s'envisager que dans des gammes d'échelles particulières, pour des niveaux d'organisation particuliers (Parker *et al.*, 1999). L'approche de l'invasibilité se heurte aux mêmes questions d'échelle, donnant lieu à des résultats contradictoires quant à la résistance des systèmes écologiques aux invasions. Les études conduites à une échelle fine laissent entendre que la diversité biologique est un facteur de résistance aux invasions (Prieur-Richard *et al.*, 2000; Tilman et Downing, 1994) tandis que celles conduites à des échelles plus large y voient plutôt un facteur de prédisposition (Levine et D'Antonio, 1999; Lonsdale, 1999). A notre connaissance, l'importance des effets d'échelle dans l'étude des invasions n'a été soulignée que tout récemment par Parker *et al.* (1999), puis par (Chapin *et al.*, 2000) ainsi que Davis et Thompson (2000). Explorer un processus écologique global selon des échelles appropriées, c'est d'abord identifier un ensemble de hiérarchies pertinentes de processus écologiques élémentaires, et c'est ensuite déployer l'analyse selon une ou plusieurs gammes d'échelles s'ajustant au mieux à ces hiérarchies.

Le deuxième enjeu scientifique de ce travail est donc, face à cette situation, d'évaluer les effets d'une invasion au sein de paysages agricoles en se plaçant à différents niveaux d'organisation et selon une gamme d'échelles d'espace et de temps qui leurs correspondent le mieux.

En fonction de notre objectif de travail, il a fallu décomposer la question de recherche en recourant à des bases théoriques issues de l'écologie, réunir les outils appropriés pour appréhender des effets d'échelle, bâtir un plan de recueil de données tenant compte des mêmes contraintes, puis disposer d'un cadre de discussion mettant à nouveau en jeu les choix théoriques et méthodologiques effectués. Trois supports théoriques ont été mobilisés dans le cadre de cette étude :

- une assise générale représentée par l'organisation hiérarchique des systèmes écologiques,
- un support méthodologique basé sur l'utilisation de modèles biologiques,
- et un éclairage biologique fourni par le concept des groupes fonctionnels.

3. ORGANISATION DE LA THESE

L'organisation de la thèse découle de la structuration de la question de recherche (voir plus haut 1.2.) qui dégage deux composantes : les mécanismes d'invasion du point de vue de la plante et du type de milieu envahi, et l'impact de l'invasion sur la biodiversité.

La première partie reprend avec plus de détail les bases théoriques qui sous-tendent le travail, de manière à mieux rendre compte des choix réalisés et de la démarche générale poursuivie. Sont également présentés l'environnement et les modèles biologiques qui ont servi de support à cette étude. C'est en effet sur la base de ces éléments que sont venus s'opérer d'autres choix portant par exemple sur les types d'informations à prioriser, les bioindicateurs à envisager, les spécificités locales à faire valoir ou les champs d'application à envisager a priori. Ces choix étant réalisés, des méthodes ont été bâties, ajustées ou simplement transposées pour réunir et traiter l'information recherchée. Elles sont dans cette première partie présentées dans leur ensemble, mais sont détaillées de manière disjointe dans la suite du texte, au fil des parties et des sous-parties du document.

La seconde partie est centrée sur les stratégies de colonisation des friches par *Acacia mearnsii*. Elle débute par une monographie de la plante, en mettant l'accent sur les éléments qui nous intéressent tout particulièrement : autécologie, stratégies de reproduction et de colonisation, utilisation. Sont ensuite présentés les tests de germination qui constituent une source précieuse d'informations sur les modes de colonisation de la plante. Le succès avec lequel cet acacia est parvenu à coloniser des terrains présentant une grande gamme de situations climatiques est ensuite envisagé en présentant des éléments de phénologie de la reproduction de la plante. Mais cette seconde partie resterait très incomplète si elle ne traitait également de l'histoire des friches à La Réunion et, sur la base d'un travail de photo-interprétation, ne rendait compte dans quelle mesure l'évolution des situations agricoles a concouru à la colonisation de ces friches par cet acacia.

Après avoir ainsi traité des mécanismes d'invasion, la troisième partie ouvre l'autre volet principal de la thèse qui est l'impact de l'invasion des friches et des paysages agricoles sur la biodiversité. Deux types d'indicateurs ont été retenus (oiseaux, plantes) qui permettent tous deux d'apprécier les effets d'échelle plus haut évoqués. Les modèles biologiques permettant de mobiliser des bio-indicateurs sont tout d'abord présentés, puis il est rendu compte de leur utilisation et des résultats qu'ils ont apporté dans cette étude. Dans le contexte insulaire particulier de ce travail, le caractère indigène de certaines espèces constitue naturellement un élément important de l'appréciation de l'impact de l'invasion sur la biodiversité. Aussi une place particulière a-t-elle été réservée à la colonisation des taches d'invasion par des espèces indigènes.

Un résumé est fourni à la fin de chacune de ces trois parties.

La dernière partie porte sur la synthèse et la discussion des principaux résultats. Elle s'appuie sur la nécessité, pour bâtir un cadre de diagnostic des processus et des conséquences de l'invasion des paysages agricoles par une espèce ligneuse, de procéder selon une démarche systémique intégrant plusieurs niveaux d'organisation. Des compléments d'étude à caractère sociologique sont ensuite fournis pour préciser comment l'invasion des paysages agricoles par *Acacia mearnsii* est perçue par les usagers locaux. Enfin, une série de mesures concrètes pour un contrôle de cette invasion sont proposées, de manière compatible avec la valorisation de la biomasse de l'acacia.

<p>PARTIE I. DECRIRE LE PROCESSUS D'INVASION SELON UNE APPROCHE HIERARCHIQUE POUR MIEUX EN ANALYSER LES MECANISMES ET LES EFFETS SUR LA BIODIVERSITE</p>

L'objet central de cette première partie est de mobiliser un cadre théorique, des modèles biologiques et un plan d'expérience qui permettent d'envisager la question de recherche posée face aux spécificités locales et selon une approche hiérarchique. Son organisation générale est la suivante.

Les fondements théoriques de l'approche utilisée sont tout d'abord précisés. Les grandes lignes de l'organisation hiérarchique du vivant sont ainsi rappelées, ainsi que les effets d'échelles qui s'y rattachent. Le concept et les fonctions de la biodiversité, qui donnent lieu à diverses hypothèses, sont ensuite abordés de manière générale, puis en relation plus spécifique avec les milieux insulaires et, plus particulièrement encore, avec les gradients altitudinaux qui peuvent s'y manifester. Les perturbations sont ensuite présentées comme moteurs des communautés, notamment dans la dynamique de colonisation des espèces. Ces perturbations introduisent les processus d'invasion dont la mise au point d'une trame méthodologique commune pour en mesurer les impacts reste une question majeure.

Le fond théorique ainsi situé, les modèles biologiques en place sont présentés dans leur contexte d'insularité. La végétation est présentée de manière relativement détaillée dans la mesure où c'est à la lumière de la connaissance de cette végétation que s'expliquent une partie des atouts de *Acacia mearnsii*. Mais l'évolution de l'occupation des sols, envisagée au fil des principaux faits de l'histoire agraire de La Réunion, fournit également un éclairage intéressant préalable à l'étude de la dynamique de notre acacia.

Enfin et dans un troisième temps, les choix théoriques sont formalisés et l'invasion est envisagée comme un processus hiérarchique. Ceci permet de déterminer le choix d'échelles d'analyse et, partant, de mettre en place un dispositif de recherche qui utilise différents bio-indicateurs. L'organisation de ce dispositif de recherche est alors présentée dans ses grandes lignes, de même que la méthodologie d'ensemble. Ces éléments seront toutefois présentés plus en détail en amont de chaque partie de l'étude.

A. L'ÉCOLOGIE SYSTEMIQUE COMME CADRE THEORIQUE D'ANALYSE BIOLOGIQUE

1. L'ORGANISATION HIERARCHIQUE DES SYSTEMES ECOLOGIQUES : CONCEPTS ET CONSEQUENCES

1. 1. Un concept-clé : le vivant est organisé en entités hiérarchisées

En établissant des liens entre structure et fonction dans un cadre spatial et historique, l'écologie systémique moderne vise à comprendre l'organisation de systèmes plurispécifiques, niveaux d'intégration les plus élevés dans le monde du vivant (Blandin et Lamotte, 1985). Ainsi, à l'écosystème de Tansley (1935), modèle de relations fonctionnelles entre biocénose et biotope, est venu s'adjoindre la vision d'Odum (1953) dégageant des processus physiques de coordination et de régulation entre compartiments, pour ensuite céder la place dès les années 1980 à une vision beaucoup plus organisée et hiérarchisée du vivant (Allen, 1987 ; Allen et Starr, 1982 ; Legay, 1986 ; Noss, 1990; Pickett *et al.*, 1989).

L'organisation structurée d'entités hiérarchisées (*Figure 1.1*) au sein d'un système écologique peut se définir comme l'interaction entre les entités qui leur permet de former une structure persistante (Pickett *et al.*, 1989). Elle peut s'interpréter comme un principe de durabilité (Barbault, 1995) qui s'opère autour d'une structure minimale correspondant au « *système des entités interagissant de telle façon qu'elles se maintiennent* » (Pickett *et al.*, 1989). Mais les systèmes écologiques n'en restent pas moins le fruit sans cesse renouvelé (ou « moment » - Legay, 1996) d'une histoire qui se déroule, faite d'une succession d'interactions avec l'environnement. Cette organisation est hiérarchisée (Allen, 1987 ; Allen et Starr, 1982 ; Kolasa, 1989) : à chaque niveau d'organisation correspondent des processus qui se déroulent à des fréquences caractéristiques et des objets délimités dans l'espace. Les processus étendus et à évolution lente relèvent des niveaux hiérarchiques supérieurs, qui disposent de qualités émergentes et exercent des contraintes duales (domination, inclusion) sur les niveaux englobés, lieu de processus locaux et rapides (Allen et Koekstra, 1992). Aussi, à chaque processus ou structure écologique peuvent être associées une ou même plusieurs hiérarchies de processus ou de structures. En particulier, le paysage peut s'envisager comme un espace hétérogène ou *écomplexe* (Blandin et Lamotte, 1985) qui dispose de propriétés émergentes agissant sur un agrégat d'écosystèmes demeurant eux-mêmes interactifs (Naveh et Lieberman, 1994) et pas seulement emboîtés ou ajustés dans l'espace (Larrère et Larrère, 1997).

1. 2. Choisir une hiérarchie pertinente de niveaux d'organisation et l'envisager selon une gamme d'échelles appropriée

a. Opter entre différentes hiérarchies

Cette théorie introduit *ipso facto* d'importantes difficultés d'ordre méthodologique, c'est par exemple le cas dans les situations de pilotage des systèmes écologiques par des activités humaines dans la mesure où celles-ci peuvent être décrites selon une hiérarchie différente de celle des processus écologiques qu'elles pilotent. Ainsi, l'invasion des friches agricoles par *A. mearnsii* s'organise en fonction de gradients thermiques et pluviométriques et de processus biologiques inhérents aux dynamiques de population, mais également au gré de politiques et de pratiques agricoles façonnant des terroirs plus ou moins envahis et favorisant ou non l'apparition de taches d'invasion aux formes et aux dimensions très diverses.

Figure. 1.1. Structure hiérarchique d'un système écologique idéal. A/ Unité principale ; B/ premier niveau de sous-structuration C/ deuxième niveau de sous-structuration (Pickett *et al.*, 1989).

L'organisation est représentée par une configuration d'interactions, et le complexe physique composé des unités fondamentales en interaction est constitue la structure de l'ensemble.

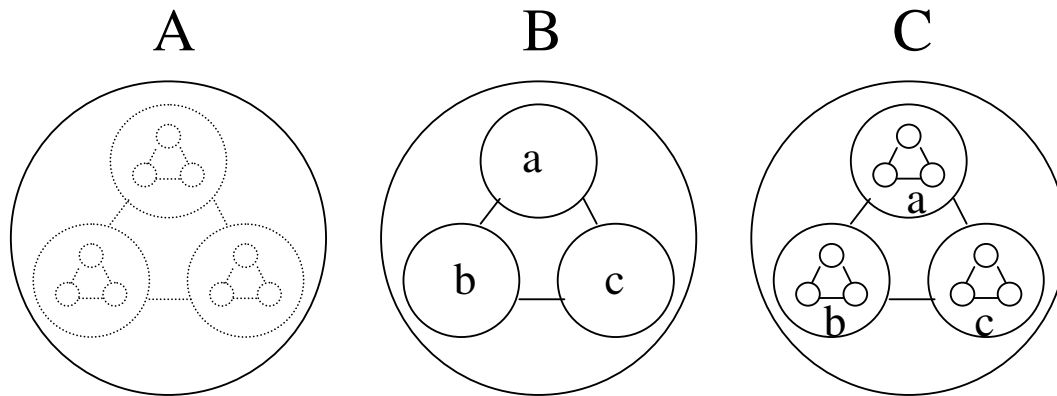
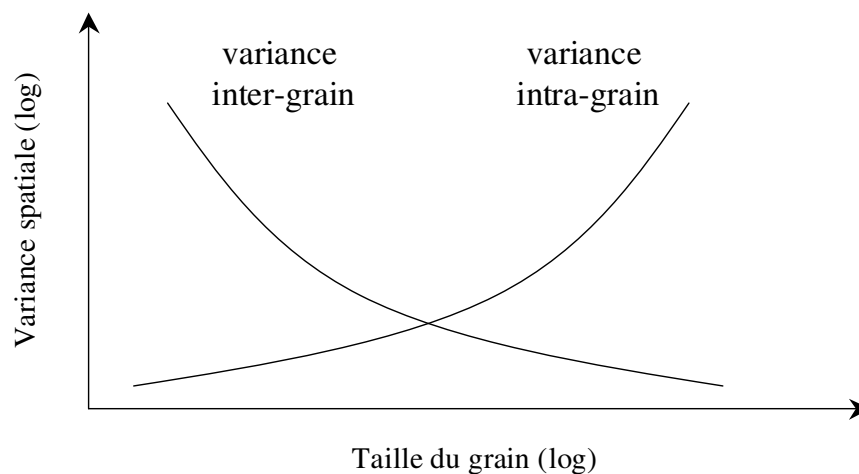


Figure 1.2. Variance spatiale du grain en fonction de la taille du grain (d'après Wiens, 1989).

Le schéma de Wiens met en évidence l'importance de l'effet de la taille du grain dans la variabilité spatiale observée. L'accroissement progressif du grain d'analyse conduit à faire décroître la variance spatiale inter-grains au sein du système étudié, de manière plus ou moins marquée selon qu'il s'agisse d'un espace homogène ou hétérogène. A l'inverse, la variabilité spatiale au sein du grain augmente avec la taille de ce dernier.



Ces deux hiérarchies sont évidemment très différentes. Aussi dans la plupart des cas n'y a-t-il d'autre alternative que d'effectuer des choix qui, inmanquablement, filtrent la réalité. En outre, il faut aussi garder à l'esprit que quelles que soient les précautions prises dans le choix de hiérarchies et d'échelles correspondantes, les systèmes écologiques restent eux-mêmes nécessairement *flous* dans la mesure où, d'une part, les échelles spatio-temporelles d'observation ne rendent pas compte de leur entité et d'autre part, s'y manifestent également des interactions opérant selon un mode aléatoire (Blandin et Lamotte, 1985).

b. Identifier une gamme pertinente d'échelles d'observation

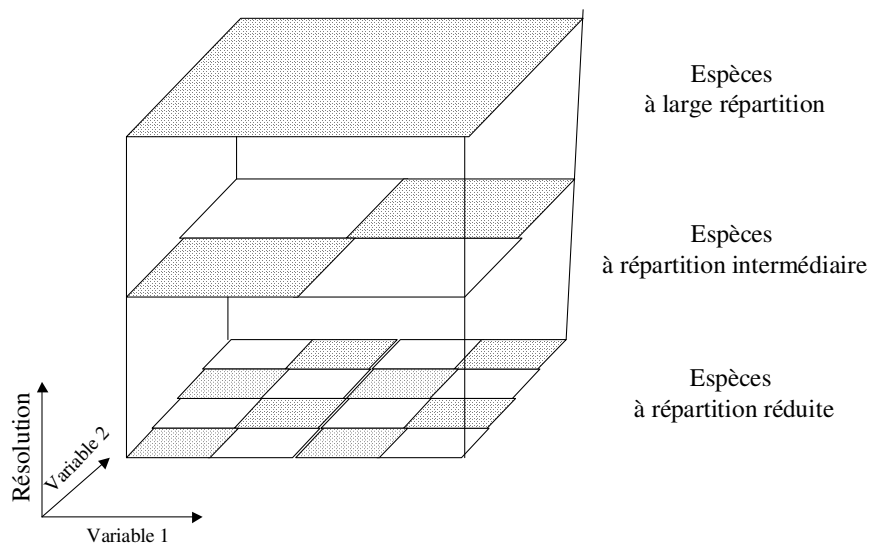
Le choix d'une échelle est arbitraire et les stratégies d'observation qui s'y rattachent conditionnent à la fois l'aire de validité des résultats dans le temps et l'espace, mais également leur précision (Wiens, 1989). En effet, un même processus peut par exemple être perçu comme stable à une large échelle (spatiale ou temporelle) mais chaotique à une échelle plus fine, de même qu'un espace perçu comme homogène à grande échelle peut apparaître très hétérogène à une plus petite échelle. La variabilité inter-grain décroît ainsi avec le grain tandis que, parallèlement, la variabilité intra-grain augmente (*Figure 1.2.*). L'idéal serait alors de faire varier le grain d'analyse, de manière à mettre éventuellement en évidence des frontières entre les niveaux d'organisation et être ainsi en mesure de choisir les échelles les plus pertinentes pour les processus ou assemblages étudiés, comme cela peut par exemple s'observer dans le cas de communautés d'espèces (*Figure 1.3.*). A chaque processus ou à chaque structure correspond ainsi une échelle d'observation privilégiée selon laquelle ce même processus ou cette même structure apparaît cohérent(e) et prédictible (Allen et Hoekstra, 1992). Cela suppose toutefois la mise en place de dispositifs d'observation lourds, et il est donc difficile d'échapper au choix *a priori* d'une échelle d'observation particulière et donc d'une forme particulière de représentation d'une fonction ou d'une structure. Il faut également tenir compte du niveau d'ouverture du système écologique étudié aux influences des systèmes voisins (Wiens, 1989), et tenir compte du fait que la résolution de l'observation décroît généralement quand le grain augmente (Hewitt *et al.*, 1998).

De manière générale et conformément aux recommandations de Parker et de ses collaborateurs (1999), plus l'étendue de l'étude est grande et plus il devient possible de détecter des processus qui s'opèrent à large échelle (Hewitt *et al.*, 1998). Il paraîtrait par exemple difficile d'étudier et de comprendre les mécanismes d'invasion à la seule échelle de la parcelle agricole. Mais une autre difficulté intervient alors du fait que les mécanismes agissant à grande échelle peuvent être masqués par des processus intervenant à une échelle plus fine. Par exemple, on peut envisager que le rôle des facteurs climatiques dans l'extension d'une plante envahissante au sein d'un espace rural soit masqué par la variabilité des pratiques culturelles appliquées au niveau des parcelles agricoles. Dans ce cas, un changement d'échelle au sein des variables introduisant trop de « bruit » ou une transformation de variables quantitatives en variables semi-quantitatives peuvent être préconisés.

Les mesures de richesse spécifique en particulier sont directement dépendantes de l'échelle d'observation : l'accroissement du grain et de la durée d'observation a pour effet d'accroître le nombre d'espèces (Gaston, 1996). Le cas des espèces rares introduit alors de nouvelles difficultés. En effet, si les espèces sont relevées en présence-absence, la richesse spécifique s'accroît avec le grain d'observation. Si au contraire seules les espèces fréquentes (par exemple présentes dans 5 % des relevés) sont prises en compte, la richesse s'accroît moins vite car les espèces rares disparaissent progressivement des relevés. S'agissant enfin du traitement des données collectées, on sait que la variance d'une variable calculée à partir d'un jeu de données dépend bien sûr de l'échelle selon laquelle les données ont été recueillies. *A fortiori*, la comparaison de deux systèmes observés sous l'angle d'une variable donnée dépendra elle aussi de l'échelle selon laquelle ces systèmes ont été observés.

Figure 1.3. Description schématique d'un habitat pour lequel l'homogénéité ou l'hétérogénéité dépend de la résolution selon laquelle les espèces perçoivent leur habitat (d'après Kolasa, 1989).

La structure de l'habitat, qui représente ici le système écologique étudié, peut de la sorte s'envisager selon une hiérarchie de subdivisions. Le niveau supérieur de l'habitat peut être occupé par une seule espèce généraliste qui ne réagit pas à l'hétérogénéité telle qu'elle se manifeste aux niveaux moins élevés. Le niveau plus bas peut être occupé par quelques espèces (quatre sur le schéma) spécialisées à ce niveau de résolution. De même, le niveau inférieur peut être utilisé par 16 espèces plus spécifiques de certains milieux. L'ensemble de la communauté d'espèces ici représentées par 21 (1 + 4 + 16) espèces différentes révèle ainsi une gradation de niveaux de spécialisation qui peut être continue ou manifester au contraire un caractère discontinu lorsque l'on fait varier progressivement le niveau de résolution. A ce titre, le terme de spécialisation apparaît comme un concept relatif dans la mesure où une espèce peut apparaître comme généraliste à un certain niveau de résolution et comme spécialiste à un autre niveau.



2. LA DIVERSITE BIOLOGIQUE : UNE PROPRIETE EMERGENTE DES SYSTEMES ECOLOGIQUES

Ayant réservé une partie de la thèse à l'étude de l'impact de l'invasion de *A. meansii* sur la diversité biologique, il nous paraît important de présenter ici un ensemble d'éléments théoriques qui s'y rattachent.

2.1. Le concept de biodiversité

a. La variabilité du façonnage du milieu sur le vivant

Le vivant étant le résultat du façonnage que le milieu opère sur le fond génétique propre des organismes, la diversité biologique ou biodiversité est le fruit de l'interaction d'une multitude de conditions environnementales et d'une abondante variation génétique (Huston, 1994). Elle constitue en ce sens un échappatoire à une réplication conforme de l'ADN qui, à chaque génération cellulaire, crée deux copies identiques de l'information existante (Cauderon, 1995). On remarque cependant que si la théorie néo-Darwinienne offre une explication satisfaisante de l'évolution de la diversité à l'échelle de l'espèce, il n'en est pas de même aux niveaux d'organisation supérieurs. La question de l'origine et du maintien de la diversité des espèces dans les écosystèmes renvoie alors à d'autres séries de questions portant sur la structure des communautés, les relations trophiques ou les niches (Blondel, 1995).

Le concept de biodiversité, qui s'inscrit une récente vision holistique du vivant, ne connaît pas de définition satisfaisante (Martinez, 1996) car il se heurte précisément au caractère irréductible de la complexité de ce vivant (Gaston, 1996; Noss, 1990). D'autre part, les centres d'intérêt divergeant les uns des autres, il apparaît difficile d'identifier une représentation objective et commune aux décideurs, aux scientifiques et au grand public (Cauderon, 1995). Aussi la biodiversité reste-t-elle un concept encore relativement flou qui, au fil des multiples définitions proposées, intègre la variabilité des entités (OTA, 1987, cité par Gaston, 1996), des assemblages (Blondel, 1995) et des fonctions écologiques (Noss, 1990), mais rend souvent peu compte des interactions entre systèmes écologiques et moins encore de leur emboîtement hiérarchique (Di Castri et Younès, 1996). Par commodité, on distingue trois attributs interdépendants de la biodiversité que sont sa structure, sa composition et sa fonction écologique, cette dernière pouvant être définie comme l'ensemble de ses interactions avec les processus écologiques (Martinez, 1996). L'organisation hiérarchique des systèmes écologiques conduit bien sûr à envisager ces attributs selon des niveaux biologiques (du gène à la biosphère) et spatiaux (du plus étroit au plus large) emboîtés (Barbault, 1995; Noss, 1990).

b. La variabilité des assemblages d'espèces : de la niche écologique aux modèles stochastiques

La notion de diversité due à Gleason (cité par Blondel, 1995) a fait l'objet d'une nouvelle formalisation dans les années 1940 au cours desquelles se sont développés les concepts de communautés, d'écosystèmes, de biotopes mais aussi de niches, (Brunel et Cancela Da Fonnseca, 1976). Les niches correspondent à la localisation d'espèces au sein d'un habitat ou d'un réseau trophique où s'exercent des phénomènes de compétition. Mais ce concept a le défaut de ne pas faire référence à la dynamique interactive des populations ni à l'histoire des peuplements (Frontier et Pichod-Viale, 1995). Aussi les concepts écologiques à tendance *biocoenotique* ont-ils dès les années 1950 cédé le pas à l'hypothèse du *continuum* qui laisse place à des états intermédiaires observés le long de gradients (Whittaker et Niering, 1975). Cette hypothèse selon laquelle les variations au sein des communautés sont toujours progressives rend ainsi arbitraires les classifications discontinues faites au sein des peuplements (Allen et Hoekstra, 1992) mais reste néanmoins conforme à l'esprit de

la théorie de la niche considérant les facteurs d'habitat comme seules variables explicatives de la composition des peuplements (Blondel, 1995).

Depuis les années 1980 et avec l'émergence de nouvelles capacités de calculs offrant une large place à l'analyse multidimensionnelle, la composante stochastique des assemblages d'espèces prend toutefois une importance croissante et conduit à discuter le concept de peuplement en temps qu'entité composée d'espèces interdépendantes dont la composition serait régie par la seule compétition à l'égard des ressources (Blondel, 1995). En effet, l'écologie moderne reconnaît d'une part l'importance de la multiplicité des processus (prédation, parasitisme, perturbations, colonisation) dans la constitution d'un peuplement. D'autre part, à conditions d'habitat égales, la composition des communautés peut varier fortement et l'utilisation d'une ressource peut demeurer suffisamment insaturée pour ne pas induire l'exclusion de certaines espèces par simple compétition interspécifique (Lavelle, 2000). Au demeurant, les perturbations asynchrones génèrent une hétérogénéité de ressources autorisant une présence commune d'espèces fortement compétitrices (Blondel, 1995). Ce point est important s'agissant des invasions de plantes dans la mesure où leur déclenchement semble étroitement lié à la fluctuation des ressources disponibles (Davis *et al.*, 2000).

c. La valeur de la diversité du vivant

La médiatisation de la désertification au cours des années 1970-80, à laquelle est venue s'ajouter celle de la disparition des forêts tropicales, a conduit la société à s'interroger sur les risques de l'érosion de la diversité spécifique (Cauderon, 1995). Avec la Convention de Rio en 1992, la biodiversité a été traduite en norme positive (Larrère et Larrère, 1997) sous-tendue par des considérations éthiques, culturelles, économiques ou écologiques (Dietz et Stern, 1998). Réalisant l'impact de son mode de vie sur le milieu, la société inquiète de l'avenir formule plusieurs séries de questions. Ainsi, quelle est l'origine et l'étendue de la biodiversité, son rôle dans les écosystèmes, son adaptabilité en réponse aux changements environnementaux naturels ou provoqués par l'homme ? A partir de quel seuil la réduction de la biodiversité devient-elle néfaste pour l'homme ? Quelle est la compatibilité de l'action de l'homme avec les processus d'évolution et de restauration de la biodiversité ?

Un double paradoxe s'est instauré. D'une part, face à une mondialisation uniformisant ses modes de vie, le public aspire naturellement à la diversité mais s'attache essentiellement aux espèces les plus communes avec lesquelles il interagit le plus dans la réalité ou au fil des représentations sociales (Kunin et Lawton, 1996 ; Larrère et Larrère, 1997). On observe que les espèces donnant lieu à des pullulations, considérées comme « banales », sont socialement mal considérées (Eser, 1998). D'autre part, les fonctions écologiques de la biodiversité ont été largement mises en avant alors que, comme nous allons maintenant l'entrevoir, celles-ci restent encore mal connues.

2.2. Les fonctions écologiques de la diversité biologique : principales hypothèses

Le troisième attribut de la biodiversité, sa fonction, est à la base des grands débats portant sur la nécessité de préserver la diversité du vivant (Cauderon, 1995). Il nous paraît important de présenter ici les principales hypothèses relatives aux fonctions de la biodiversité, dans la mesure où cela permet de mieux mesurer les conséquences possibles de l'invasion d'une plante au sein d'une communauté.

S'il apparaît clair que la survie de l'homme est liée à un minimum d'espèces vivantes assurant la photosynthèse, la formation des sols, la fixation du carbone et la régularisation du climat, il est difficile de préciser dans quelle mesure ces grands processus vitaux dépendent de la diversité des espèces (Kunin et Lawton, 1996). En particulier, il reste impossible de prédire si l'introduction d'une nouvelle espèce dans un milieu conduira à une invasion et à des modifications du milieu ou des communautés en place (Williamson, 1996).

Il apparaît d'autre part que la variation de la productivité expliquée par la diversité spécifique croît avec l'hétérogénéité spatiale, le contexte environnemental apparaissant ainsi comme un facteur conditionnant les fonctions écologiques de la diversité (Cardinale *et al.*, 2000), conformément à la théorie de la hiérarchie. Trois principales hypothèses ont été formulées en situation environnementale moyenne, c'est-à-dire en dehors de contextes où s'opèrent des changements importants, pour préciser dans quelle mesure la diversité biologique participe au fonctionnement des systèmes écologiques.

a. L'hypothèse d'additivité

Une première hypothèse dite du rivet ou d'additivité suggère que toutes les espèces contribuent au fonctionnement des écosystèmes : celui-ci s'altère au fur et à mesure que des espèces disparaissent, tel un assemblage perdant progressivement de sa solidité avec la suppression de rivets. Cette théorie est en partie fondée sur les travaux d'Elton qui constatait que les communautés insulaires, pauvres en espèces, étaient facilement envahies (Elton, 1958). Des validations expérimentales de l'hypothèse d'additivité ont été apportées. Par exemple, Tilman et Downing ont constaté que la stabilité de la production primaire en saison sèche au sein d'une couverture herbeuse croissait avec la richesse spécifique (Tilman et Downing, 1994).

Mais ces derniers travaux ont été récemment contestés (Balent *et al.*, 1999). Plus généralement, des simulations sur ordinateur d'écosystèmes complexes montrent que trop de diversité déstabilise un système complexe (Frontier et Pichod-Viale, 1995) et peut même entraîner l'extinction d'espèces (Kaufman *et al.*, 1998). De même, des écosystèmes très simples peuvent se montrer particulièrement résistants aux perturbations (Blandin et Lamotte, 1985). En outre, on observe que les invasions biologiques fournissent quantité d'exemples où, tout au moins dans les gammes de temps considérées, l'apport d'une nouvelle espèce altère de manière significative et durable les processus écologiques de l'écosystème envahi (Mack et D'Antonio, 1998; Ramakrishnan et Vitousek, 1989; Versfeld et Van Wilgen, 1986; Vitousek et Walker, 1989; Walker et Smith, 1997; Williams, 1997; Witkowski, 1991). Sur un autre plan d'organisation qui est le niveau génétique, on observe enfin que certaines espèces comme les abeilles peuvent présenter peu de diversité génétique mais recouvrir un potentiel adaptatif important, de même que d'autres espèces très polymorphes tels certains mollusques peuvent au contraire se révéler très fragiles. Mais il est vrai qu'à ce niveau d'organisation, c'est avant tout la capacité d'évolution du génome qui importe (Cauderon, 1995) : comme le laisse à nouveau supposer la théorie de la hiérarchie, il faut se garder de transposer toute propriété écologique d'un niveau d'organisation à un autre (Frontier et Pichod-Viale, 1995 ; Larrère et Larrère, 1997).

b. L'hypothèse de redondance

Une seconde hypothèse dite de redondance des espèces suggère de manière plus nuancée qu'un seuil minimum de diversité d'espèces est indispensable pour assurer le fonctionnement des écosystèmes (Walker, 1992). Au-dessus de ce seuil, les autres espèces deviennent redondantes (Chapin *et al.*, 1998). C'est en partie de cette hypothèse qu'a émergé la théorie des groupes fonctionnels définis par leur fonction écologique commune (Noble et Gitay, 1996), à la nuance près que le concept de redondance est alors remplacé par celui de similarité fonctionnelle, les membres d'un même groupe fonctionnel ayant une interaction similaire avec un processus écologique donné (Chapin *et al.*, 1998). On note ici que les guildes peuvent être considérées comme des groupes fonctionnels particuliers dont les membres exploitent les ressources d'une même manière (Gitay et Noble, 1997). La diversité fonctionnelle, définie comme la variété des interactions avec les processus écologiques (Martinez, 1996) est elle-même étroitement associée au concept de similarité fonctionnelle. Dès lors, le nombre de groupes fonctionnels peut constituer une mesure de la diversité fonctionnelle, de même que le nombre d'espèces ayant une similarité fonctionnelle peut représenter une mesure de la redondance fonctionnelle au sein de ce groupe (Martinez, 1996). Se rattache à cette hypothèse le concept des taxons clés de voûte selon lequel certains taxons auraient une contribution plus forte au fonctionnement qu'on pourrait prédire à partir de leur abondance (Martinez, 1996). Au-delà du

caractère fondamental que représente cette hypothèse, il faut considérer l'enjeu économique qu'elle sous-tend dans la mesure où, contrairement à l'hypothèse d'additivité, il n'est plus nécessaire d'assurer la conservation de toutes les espèces au sein d'un écosystème que l'on souhaite conserver.

L'hypothèse de redondance aboutit à l'hypothèse d'assurance selon laquelle il subsiste un capital de taxons capables d'assurer le maintien du fonctionnement de l'écosystème en cas de perturbation (Folke *et al.*, 1996). La diversité au sein d'un même groupe fonctionnel peut alors avoir comme avantage de participer au colmatage des fuites des circuits de matière et d'énergie, et par conséquent d'optimiser le fonctionnement de l'écosystème (Blondel, 1995), tout particulièrement lorsque les conditions d'environnement changent (Kunin et Lawton, 1996). La redondance d'espèces apparaît dès lors comme un vivier de sécurité au sein duquel des espèces redondantes en conditions environnementales normales peuvent prendre une importance majeure en cas de perturbation très forte (Kunin et Lawton, 1996). Face à un changement important du milieu, une espèce peu fréquente peut ainsi se révéler soudainement importante car moins sensible aux perturbations et susceptible de maintenir certaines fonctions de l'écosystème. Ceci renvoie au domaine des invasions biologiques où une perturbation majeure peut faire brutalement fluctuer une ressource particulière (Davis *et al.*, 2000) et déclencher l'invasion d'une espèce jusque-là ponctuellement présente (Williamson, 1996).

c. L'hypothèse idiosyncratique

L'hypothèse de redondance est cependant critiquée dans la mesure où la redondance se rapporte à une fonction particulière ou à un ensemble de fonctions particulières et occulte de ce fait l'ensemble des fonctions restantes (Martinez, 1996). Aussi, une troisième hypothèse dite idiosyncratique ou d'unicité des espèces, opposée aux précédentes, suppose que ce n'est pas tant le nombre d'espèces qui importe pour assurer les grandes fonctions écologiques que la particularité même de ces espèces. Les conséquences de l'ajout ou de la suppression d'une espèce sont donc imprévisibles. S'intéressant à la productivité primaire et à la dynamique de l'azote sur un même type de milieu, Hooper et Vitousek ont ainsi montré que ces processus écologiques variaient davantage avec la composition floristique qu'avec la richesse spécifique, remettant ainsi en cause la légitimité de mesurer la biodiversité par les indices classiques de diversité (Hooper et Vitousek, 1997).

L'écologie des invasions intervient plutôt en faveur de l'hypothèse idiosyncratique dans la mesure où il semble y avoir toujours unicité de contexte entre les traits biologiques de l'organisme envahissant, le milieu et son histoire, ce contexte intervenant en faveur de l'invasion (Buist *et al.*, 2000). L'importance des mutualismes en jeu dans les invasions intervient également en faveur de cette hypothèse (Simberloff et Von Holle, 1999). Néanmoins, les autres hypothèses nous paraissent conserver un certain domaine de validité et mettent à disposition des concepts puissants comme les groupes fonctionnels qui restent potentiellement très efficaces dans la mesure où ils conduisent à un découpage fonctionnel des assemblages d'espèces. Enfin, cette thèse nous amène maintenant à resituer le concept de biodiversité dans le contexte de l'insularité.

2.3. Les spécificités de la biodiversité en milieu insulaire

a. L'insularité

Un espace isolé d'autres espaces analogues par des étendues marines ou terrestres est « insularisé » et présente des caractères dont l'étude relève de la biologie insulaire (Whittaker, 1998). Les îles vraies, c'est-à-dire entourées d'étendues marines, sont océaniques quand elles n'ont comme La Réunion jamais été reliées au continent. La biologie insulaire constitue un champ d'exploration privilégié pour l'étude de quelques grands problèmes écologiques et biogéographiques (Adler, 1994 ; Blondel *et al.*, 1988 ; Coblenz, 1990 ; Loope et Mueller-Dombois, 1989 ; MacArthur et Wilson, 1967 ; Médail et Vidal, 1998 ; Wallace, 1881 ; Wardle *et al.*, 1997 ; Whittaker, 1998). En effet, à l'échelle par exemple

d'un même archipel, les différentes îles en présence contiennent souvent des combinaisons différentes d'espèces. Ceci permet d'étudier les réponses écologiques et évolutives à la coexistence des espèces, par exemple les déplacements de caractères ou l'importance de la compétition et de la prédation dans le façonnement des traits d'histoire de vie (Blondel, 1995).

La richesse spécifique des îles a donné lieu au célèbre modèle de biogéographie insulaire de MacArthur et Wilson portant sur le renouvellement d'espèces au sein des îles, présenté comme la résultante d'un équilibre entre immigration d'espèces continentales et extinction d'espèces très spécialisées (MacArthur et Wilson, 1967). Cette richesse est liée à l'isolement et à la surface de l'île, mais également à l'altitude (Adler, 1994 ; Mueller-Dombois, 1999) et plus encore à la diversité d'habitats (Blondel, 1995). Bien qu'il ait contribué à ouvrir les portes de nouvelles recherches sur la structuration et l'organisation des communautés, le modèle de MacArthur et Wilson n'a jamais été réellement validé (Vigne *et al.*, 1997).

b. Les ajustements écologiques sur les îles : le syndrome d'insularité

Les communautés insulaires sont des échantillons déséquilibrés sur les plans taxinomiques et trophiques (on les dit disharmoniques) mais non aléatoires du pool d'espèces des sources continentales voisines (Vigne *et al.*, 1997). Les célèbres expériences de "défaunation" de Simberloff et Wilson réalisées sur de petits îlots de mangrove de même surface au large des côtes de Floride ont notamment montré que malgré des changements taxinomiques importants, la structure trophique des peuplements était à peu près identique à celle des peuplements initiaux avec les mêmes proportions des différents groupes trophiques (herbivores, prédateurs, décomposeurs) (Blondel, 1995).

Les peuplements insulaires présentent d'importantes particularités dans la façon dont les espèces utilisent l'espace écologique (élargissement des niches et de l'utilisation des ressources, inflation des densités). L'élargissement des niches constitue en particulier un point théorique important pour notre thèse dans la mesure où il nous aidera à mieux caractériser les bio-indicateurs retenus. Ces particularités des peuplements insulaires sont classiquement interprétées comme une conséquence du remaniement des interactions entre espèces dans ces peuplements appauvris où la compétition interspécifique doit être moins sévère que sur le continent (Blondel *et al.*, 1988), mais cette interprétation ne fait pas l'unanimité (Simberloff, 1992). L'un des caractères les plus étonnants de la biologie insulaire est l'impasse évolutive des taxons qui sont en quelque sorte piégés sur leur île jusqu'à l'extinction. Les pressions exercées par le nouvel environnement sur une espèce colonisatrice la font progressivement diverger de sa forme ancestrale et acquérir des spécialisations de plus en plus poussées qui, à terme, la conduisent à l'extinction quand un nouveau colonisateur plus performant arrive sur l'île. C'est ce qui a amené à considérer les peuplements insulaires comme particulièrement vulnérables aux invasions biologiques parce qu'ayant évolué à l'écart des pressions de sélection qui s'exercent en milieu continental et s'y trouvant tout à coup confrontés en situation d'invasion par des organismes exotiques (Chapuis *et al.*, 1995). Cependant, cette vulnérabilité pourrait également découler de l'importance des mutualismes qui s'opèrent en milieu insulaire (Traveset, 1999).

c. Schéma de succession dans la colonisation insulaire

Les îles affectées par l'explosion du Krakatau (Indonésie) en 1883 ont servi non seulement de modèles à la théorie prédictive des équilibres dynamiques de MacArthur et Wilson (1967) mais également de support au développement d'une théorie de la succession en milieu insulaire (Whittaker, 1998). Trois phases peuvent être globalement distinguées au sein de cette succession (Whittaker, 1998). La première phase représente le stade pionnier durant lequel les espèces anémochores pionnières, d'abord les fougères puis ensuite les graminées et les composées, initient la colonisation rapide des rivages, puis des milieux intérieurs. La deuxième phase correspond à l'émergence de formations ligneuses constituées d'espèces zoochores, à partir des formations littorales qui accueillent les premières les oiseaux frugivores ou les roussettes, disperseurs d'espèces à fruits charnus. Peu de fougères

apparaissent durant cette phase. De nouvelles plantes à fleurs dispersées par le vent s'installent également, notamment des composées et des orchidées terrestres, mais très peu d'arbres et arbustes anémochores.

Durant la troisième phase, la colonisation des rivages se stabilise. Dès lors que le couvert forestier s'est constitué dans les milieux intérieurs de l'île, une seconde vague de fougères s'implante dans ce nouveau type de milieu. De même, des orchidées épiphytes et d'autres plantes également épiphytes colonisent les habitats forestiers. S'agissant de la présente thèse, ces éléments éclairent la place de *A mearnsii*, espèce pionnière, au sein de la colonisation des friches agricoles que l'on peut considérer comme des espaces insulaires. D'autre part, les modes de succession et de colonisation par la végétation indigène qui s'opèrent au sein des bois d'acacias, espaces à caractère insulaire du fait de leur isolement au sein d'une matrice agricole, peuvent également être analysés en référence aux schémas types de la colonisation insulaire.

2.4. Mesurer et évaluer la biodiversité

a. Mesurer la richesse spécifique

La biodiversité n'est pas un concept abstrait : elle est constituée d'entités mesurables ne pouvant cependant pas être appréhendées par une seule variable, aussi synthétique soit-elle (Gaston, 1996), malgré quelques tentatives avec des variables énergétiques (Bass *et al.*, 1998) ou spatiales (Debinski et Humphrey, 1997). En relation avec des perspectives de conservation, ce sont surtout la composition et la structure qui sont utilisées pour mesurer la biodiversité (Cook, 1998), le plus souvent au demeurant à des niveaux d'organisation dépassant rarement l'assemblage d'espèces (Gaston, 1996). Si les fonctions peuvent être théoriquement utilisées pour mesurer la biodiversité (Noss, 1990), l'état d'avancement des connaissances reste minime et les points de désaccord sont nombreux. La richesse et l'équitabilité (écart à l'équidistribution des individus de toutes les espèces) restent les indices les plus employés car d'utilisation facile et lisibles. Les indices de Shannon & Weaver, de Simpson ou de Gleason combinent quant à eux la richesse à l'abondance relative (Frontier et Pichod-Viale, 1995) et paraissent plus avantageux. Mais ce type de mesure indiciaire de la diversité se rattachant à des analyses de type cardinal perd de l'information, rend mal compte de la variabilité des peuplements (Noss, 1990 ; Blondel, 1995) et ne prend pas en compte la spécificité des espèces. Les analyses dites ordinales fondées sur des méthodes d'ordination relevant de l'analyse multivariée tiennent au contraire compte des assemblages d'espèces et permettent d'organiser une matrice de biodiversité selon ses axes d'inertie principaux (Balent, 1991 ; Prodon et Lebreton, 1981). Nous verrons plus loin comment nous en avons fait usage dans notre thèse.

En outre, les richesses sont mesurées à l'aide d'indicateurs conventionnels, le plus souvent relevant des plantes à fleurs et des vertébrés. Le recours aux plantes sans fleurs et aux invertébrés, dans la mesure où des collections de références sont disponibles, apparaît pourtant accessible à un personnel technique non spécialiste de ces taxons (Oliver et Beattie, 1992). En revanche, il apparaît qu'aucun taxon ne représente un bon indicateur de la richesse spécifique présente à l'intérieur des autres taxons (Lawton *et al.*, 1998). Enfin, il faut constater que la diversité spécifique varie nécessairement avec le temps, certaines espèces étant dominantes, d'autres subordonnées aux dominantes, et d'autres enfin tout simplement passagères (Grime, 1998), comme l'illustrent par exemple les patrons de colonisation d'une perturbation (Noble et Gitay, 1996). En revanche, il faut admettre que la richesse spécifique de groupes conventionnels reste un bon indicateur de la diversité biologique. Gaston relève en effet que la richesse spécifique reste positivement corrélée avec les autres mesures de la biodiversité basées sur des critères phylogénétiques, trophiques, ou voire même spatiaux (Gaston, 1996). C'est pourquoi, dans mon travail de thèse, la richesse spécifique constitue l'indicateur privilégié de la biodiversité, au même titre que la diversité écologique des habitats (Chessel *et al.*, 1982) dont l'obtention sera explicitée plus loin.

b. Evaluer la biodiversité

Evaluer la biodiversité d'un milieu suppose d'identifier les assemblages d'espèces mais également de déterminer les relations entre les variations géographiques des assemblages d'espèces et les facteurs de l'environnement (Debinski et Humphrey, 1997 ; Dietz et Stern, 1998). Le choix d'espèces à conserver en priorité est particulièrement délicat dans la mesure où si seulement un petit nombre d'espèces jouent un rôle majeur au sein d'un écosystème, notamment dans ses facultés de résilience (Folke *et al.*, 1996), il demeure très difficile de les identifier (Kunin et Lawton, 1996). A l'échelle des paysages, des guides de diagnostic et d'évaluation de la biodiversité (Blandin et Lamotte, 1985 ; Debinski et Humphrey, 1997), puis d'aménagement et de gestion (Bastian, 1998) en faveur du maintien de la biodiversité ont été proposés. Un nouveau paradoxe peut être ici relevé : dans le cadre de cette thèse comme dans celui d'autres travaux, il s'agit de fournir des éléments méthodologiques permettant d'évaluer l'impact des invasions de plantes sur la biodiversité, quand l'évaluation de la biodiversité reste elle-même à mettre au point. Néanmoins, il faut sans doute considérer qu'évaluer l'impact d'une invasion sur la biodiversité peut aider à évaluer la biodiversité elle-même. L'intérêt de tirer parti des invasions écologiques pour étudier la biodiversité a d'ailleurs été souligné très tôt (Risser, 1994; Vitousek *et al.*, 1987) et se traduit aujourd'hui par une place de plus en plus prépondérante des invasions au sein des publications traitant des fonctions de la biodiversité (Chapin *et al.*, 1998 ; Chapin *et al.*, 2000 ; Lavorel, 2000).

2.5. La diversité le long de gradients altitudinaux

L'une des caractéristiques essentielles de La Réunion étant l'existence d'un puissant gradient altitudinal à la base d'une grande diversité d'habitats, et l'importance de l'altitude ayant été soulignée plus haut (2.3.a.) dans la composition des assemblages insulaires d'espèces, il importe d'apporter ici un minimum de précisions théoriques sur la variation de la richesse spécifique le long des gradients altitudinaux.

a. Des modèles controversés

L'examen des formes de distribution des communautés le long de gradients écologiques constitue une pièce maîtresse de l'écologie fondamentale (Patterson *et al.*, 1998; Whittaker et Niering, 1975). Parce qu'ils permettent d'explorer sur d'assez courtes distances des gammes étendues de paramètres de l'environnement, les gradients altitudinaux demeurent des objets d'études privilégiés. Les deux principaux pôles d'intérêt qui s'y rattachent sont la variation de la richesse spécifique avec l'altitude (Baruch, 1984 ; Dejaifve et Prodon, 1997 ; Rahbek, 1995 ; Rahbek, 1997; Terborgh, 1977 ; Thiollay, 1980) et la distribution continue ou discontinue des communautés (Auerbach et Shmida, 1993 ; Beals, 1969 ; Davis et Scholtz, 1999; Frahm et Gradstein, 1991 ; Kitayama, 1992 ; McCoy *et al.*, 1986 ; Vazquez et Givnish, 1998 ; Whittaker et Niering, 1975). Les modèles sous-jacents à ces études sont controversés, l'obtention de lois générales se heurtant à la complexité des processus écologiques, à la diversité des contextes biogéographiques et historiques, des taxons étudiés et des échelles d'approche adoptées (Patterson *et al.*, 1998; Rahbek, 1997 ; Rosenzweig, 1992 ; Wiens, 1989), et enfin aux biais liés à la variation de l'importance surfacique des différentes tranches d'altitude (Rahbek, 1997). Peu d'études portent sur la distribution altitudinale comparée d'espèces exotiques et indigènes au sein d'un même groupe taxonomique (Davis et Scholtz, 1999).

b. Richesse spécifique en altitude moyenne

L'atteinte d'un maximum par la richesse spécifique en altitude moyenne est fréquemment observée dans les études de gradients altitudinaux (Rahbek, 1997; Rosenzweig, 1992) et a donné lieu à des tentatives d'explication très diverses. Ce maximum est parfois imputé à un optimum de productivité

dans des conditions climatiques intermédiaires favorables (Terborgh, 1977), ceci n'ayant toutefois jamais été précisément démontré (Rahbek, 1997). Ce maximum peut également s'expliquer géométriquement par les apports effectués depuis les communautés présentes de part et d'autre de la bande altitudinale correspondante (Rahbek, 1997). En milieu insulaire où l'expansion de niches est communément observée au sein de l'avifaune indigène (Blondel *et al.*, 1988), on peut alors voir dans ce maximum un simple pic dans la probabilité de répartition des espèces le long du gradient altitudinal. Ce même maximum peut encore être interprété comme l'expression d'un déplacement des espèces indigènes vers des étages suboptimaux suite à la destruction d'habitats de basse altitude au sein desquels des espèces ont été éliminées.

c. Amplitudes altitudinales

De fortes corrélations habituellement observées entre l'altitude maximale d'une espèce et son amplitude altitudinale ou son amplitude d'habitat évoquent la règle de Rapoport selon laquelle les espèces de latitude élevée ont une tolérance environnementale plus élevée et occupent une gamme latitudinale plus importante que les espèces de basse latitude (Blondel, 1995). A la faveur de rapprochements souvent réalisés entre les gradients latitudinaux et les gradients altitudinaux, cette règle a été transposée à ces derniers. Au plan biologique, cela peut s'interpréter comme la nécessité pour une espèce soumise aux contraintes de haute altitude à étendre son amplitude d'habitat afin de maintenir une population viable. Cependant, comparant la distribution altitudinale des oiseaux et de plusieurs groupes de mammifères dans les Andes, Patterson et ses collaborateurs ont montré que cette règle n'était pas toujours valide pour les oiseaux (Patterson *et al.*, 1998).

S'agissant des études portant sur l'avifaune en milieu insulaire, ces fortes corrélations sont à rapprocher du fait que le taux d'endémisme est lié à l'altitude maximum de l'île (Adler, 1994). Les étages les plus élevés sont par conséquent proportionnellement plus riches en espèces endémiques que les étages de basse altitude, et sont donc proportionnellement davantage peuplés en espèces à large amplitude altitudinale ou d'habitat. Ceci est d'autant plus vrai qu'une partie de l'avifaune indigène a souvent disparu en basse altitude après colonisation par l'homme.

3. LA PERTURBATION VUE COMME MOTEUR DES CHANGEMENTS DE COMMUNAUTES

La colonisation des paysages agricoles par des espèces exotiques est pour une bonne part liée aux perturbations du milieu (Lavelle *et al.*, 1999; Lepart et Debussche, 1991 ; Ramakrishnan et Vitousek, 1989) dont nous allons maintenant présenter les principaux aspects conceptuels.

3.1. Le concept de perturbation et les principaux concepts associés

Le concept de perturbation a libéré l'écologie d'une vision axée sur les mécanismes d'autorégulation en situation supposée d'équilibre (Larrère et Larrère, 1997), et occupe une place première dans l'écologie des invasions. La perturbation peut en effet être considérée comme un processus naturel intervenant sur les dynamiques des systèmes écologiques à différentes échelles d'espace et de temps (Rykiel, 1985). Ces échelles ne sont d'ailleurs pas indépendantes puisqu'il existe par exemple une corrélation négative entre taille et fréquence des perturbations (Lavelle, 2000). La perturbation constitue un facteur essentiel de la structuration des communautés biotiques (Pickett *et al.*, 1989) et de la mise à disposition de ressources (Davis *et al.*, 2000). Comprendre la dynamique de la coexistence des espèces demande dès lors d'analyser les effets des perturbations, ceci à différents niveaux emboîtés (Pickett *et al.*, 1989).

a. Définitions

Pickett définit la perturbation comme un changement de structure minimale causé par des facteurs externes au niveau hiérarchique du système considéré et la caractérise par son étendue spatiale, sa fréquence, son intensité et sa distribution (Pickett *et al.*, 1989). Les variables d'état de ce système fluctuent normalement dans une certaine gamme sans que cela n'affecte le fonctionnement d'ensemble du système. Pour des plages de temps données, ces variables s'inscrivent dans des gammes de valeurs bien définies. L'ensemble de ces gammes de valeurs associé à celui des plages de temps dont la totalité recouvre la période du système définit le domaine de fluctuation de celui-ci (Blandin et Lamotte, 1985). On peut alors définir un domaine d'attraction, ensemble des états que le système peut prendre à la suite de perturbations sans perdre sa capacité à revenir dans son domaine de fluctuation habituel (Blandin et Lamotte, 1985 ; Grimm et Wissel, 1997; Van Andel et Van den Bergh, 1987). Il y a perturbation dès lors qu'une variable d'état au moins se retrouve hors de sa gamme de valeurs, sous l'effet de causes accidentelles, c'est-à-dire non répétitives ou du moins irrégulières à l'échelle de temps considérée (Blandin et Lamotte, 1985). On peut alors définir l'adaptabilité d'un système comme sa capacité à s'ajuster aux changements durables de l'environnement par transformation de sa structure et de son fonctionnement, transformation qui s'accompagne d'un changement du domaine d'attraction (Blandin et Lamotte, 1985). On peut de même définir la durabilité d'un système comme sa capacité à revenir à un état de référence après une perturbation (Kolasa et Pickett, 1989). L'état de référence d'un système peut lui-même être défini comme un état d'équilibre dynamique de ce système avec les facteurs de l'environnement, ou comme un état non perturbé pour une échelle de temps (et d'espace) donnée (Blandin, 1986).

b. Une première conséquence méthodologique : déterminer un état de référence

La recherche d'un état de référence auquel comparer l'état d'un système écologique perturbé est nécessaire (Aronson *et al.*, 1995). Le diagnostic écologique du système considéré consiste alors, en recourant à un jeu d'indicateurs de fonctionnement, à mesurer l'écart entre son état normal et son état observé induit par des changements dans son environnement (Balent *et al.*, 1999). Cet état de référence peut concerner la composition botanique, le niveau de production, ou toute autre caractéristique écologique du système (Balent *et al.*, 1999). Mais la caractérisation correspondante peut s'avérer délicate, voire impossible lorsque l'ensemble des états observés d'un système sont perturbés (Balent, 1994). Dans ce cas, le diagnostic de la stabilité du système ne peut être entrepris de manière complète (Grimm et Wissel, 1997). Cette difficulté prend une dimension particulière lorsqu'il s'agit de fournir un diagnostic sur un écosystème perturbé colonisé par des plantes exotiques (Williams, 1997) ou d'envisager un programme de restauration écologique visant à restaurer la biodiversité indigène ainsi que la structure et les dynamiques de l'écosystème considéré. Dans ce dernier cas, lorsque l'état de référence n'existe plus, la réaffectation écologique a alors pour fonction de créer un espace de vie sauvage géré par l'homme, sans référence à un état normal initial (Aronson *et al.*, 1993).

c. Spécificité des perturbations d'origine humaine

Les changements d'utilisation des terres, qui font partie des grands changements globaux (Vitousek *et al.*, 1997), constituent des perturbations majeures d'origine humaine. Les activités humaines étant nécessairement intégrées au registre des perturbations, une question est d'appréhender ce qui les distingue des perturbations naturelles, par leur ampleur, leur étendue et leur fréquence. Ainsi, les paysages font apparaître une complexité de mosaïques végétales résultant d'une longue histoire où s'associent l'effet des perturbations naturelles à l'activité humaine poursuivie depuis les grands défrichements (Larrère et Larrère, 1997).

En milieu rural, les systèmes de cultures sont pilotés par des régimes de perturbation (Balent, 1991). Les pratiques agricoles ou pastorales sont inhérentes aux états normaux des systèmes de cultures ou de systèmes prairiaux gérés par l'homme. Les systèmes considérés sont alors maintenus en équilibre dynamique avec les pratiques lorsque celles-ci restent régulières en intensité et en fréquence, la succession végétale potentielle restant bloquée à un stade contrôlé par les pratiques (Granger et Balent, 1994). Mais certaines de ces perturbations, liées au travail du sol ou à l'usage du feu, peuvent accroître les risques d'invasion. (Duggin et Gentle, 1998; Hobbs et Huenneke, 1992 ; Jones et Doren, 1997). Les réponses des espèces au feu étant diverses, celui-ci peut favoriser le développement de certaines espèces. Ainsi en est-il des plantes introduites qui, dans leur région d'origine, sont adaptées au feu (Hobbs et Huenneke, 1992 ; Lippincott, 2000). Ce point a été notamment souligné à propos des acacias australiens (New, 1984). On observe en outre que les grandes perturbations que représentent les défrichements forestiers se sont généralement accompagnées d'introduction de nouveaux organismes (Larrère et Larrère, 1997). Il y a dans ce cas convergence de deux processus favorables aux invasions biologiques : la perturbation du milieu et l'introduction de nouveaux organismes.

d. La perturbation est un concept lié à celui de la diversité

Le concept de perturbation reste fondamentalement lié à celui de diversité (Van der Maarel, 1993). Une perturbation s'accompagne en effet de la création de taches associées à l'ouverture d'un milieu ou à la fluctuation des ressources disponibles (Davis *et al.*, 2000), le plus souvent par disparition d'individus (Hobbs, 1989). La perturbation représente donc le moteur de la *dynamique des taches* qui, d'abord rattachée à l'écologie des paysages et des communautés (Forman et Godron, 1986), est devenue un thème majeur de la biologie des populations (Blondel, 1995). Ainsi, la perturbation induit-elle une variabilité du milieu permettant des fluctuations des taux d'accroissement des populations de différentes espèces, l'exclusion compétitive n'étant en fait jamais atteinte (Lavorel, 2000), ainsi qu'une mise à disposition plus ou moins hétérogène de ressources dont l'importance apparaît primordiale pour les invasions (Davis *et al.*, 2000; Hobbs, 1989).

Il existe plusieurs théories pour expliquer comment les perturbations déterminent la dynamique de la coexistence des espèces. Bien qu'un peu ancienne, celle de la niche de régénération (Grubb, 1977) fournit un éclairage intéressant si l'on rappelle que chacune des composantes d'un régime de perturbations agit de manière distincte sur les communautés et les populations (Prieur-Richard *et al.*, 2000). Des espèces très proches peuvent ainsi coexister dès lors que, bien que de morphologie et de physiologie similaires, elles diffèrent par certains traits de régénération (date de production des graines, fécondité, modes de germination). De telles différences font qu'une ou l'autre des espèces est alors favorisée pour la colonisation d'une perturbation selon la date, le lieu, la nature et l'intensité selon laquelle elle se produit (Lavorel, 2000). Ces effets différentiels sont liés aux aptitudes germinatives des espèces et à la disponibilité en graines dans le sol. En particulier, la longévité des semences dans le sol et la plasticité de l'architecture des organes aériens constituent deux traits fonctionnels déterminants dans l'aptitude à la colonisation des milieux soumis à des perturbations (Lavorel *et al.*, 1999). Nous verrons plus que de quelle manière *A. mearnsii* dispose lui-même de traits de régénération qui facilitent la colonisation de milieux soumis à des perturbations.

3.2. La colonisation des milieux soumis à des perturbations

La colonisation des milieux soumis à des perturbations, et en particulier celle des friches agricoles, a fait l'objet de nombreuses études comme nous l'avons mentionné en introduction de la thèse. Les mécanismes de succession végétale, en relation avec les processus de dispersion des plantes qui s'y rattachent, constituent une part importante de ces études. La connaissance préalable de tels mécanismes est un préalable nécessaire pour cette thèse au sein de laquelle nous sommes amené à aborder les successions qui s'opèrent au sein de friches envahies par *A. mearnsii*.

a. *La succession végétale*

Le terme de succession végétale est utilisé pour désigner le processus de colonisation d'un biotope par les plantes et les changements dans le temps de la composition floristique d'une station, après qu'une perturbation ait détruit l'écosystème préexistant (Leparre et Escarre, 1983). On peut distinguer trois grands modèles de succession (Connell et Slatyer, 1977). Le modèle de facilitation prévoit que les espèces présentes à chaque étape de la succession modifient le milieu de telle sorte qu'il devient plus favorable à d'autres espèces qui vont s'installer puis éliminer les premières par compétition. Selon le modèle de tolérance, les espèces transitoires s'installent indépendamment des modifications apportées au milieu par les espèces pionnières : tout dépend de leurs caractéristiques biologiques et de leur efficacité dans l'exploitation des ressources. Enfin, d'après le modèle d'inhibition, les espèces pionnières empêchent l'installation d'autres espèces mais finissent cependant par disparaître et sont alors remplacées par des espèces à durée de vie plus longue et moins sensibles aux perturbations.

A l'échelle d'un vaste ensemble végétal, le régime régional de perturbations déclenche dans le temps et dans l'espace une série de successions locales créant un paysage bariolé parsemé de successions à des stades divers de développement (Blondel, 1995). Le maillage des différents compartiments du paysage ainsi constitué a une importance majeure sur les processus de dispersion des espèces. L'aptitude d'un organisme à investir un nouveau compartiment est en effet fonction de la connectivité, qui peut être définie comme la perméabilité du paysage au mouvement des propagules entre ses différents compartiments (Forman et Godron, 1986).

b. *Les phases de la succession correspondent à des modes de dispersion particuliers*

L'une des caractéristiques essentielles des espèces pionnières est leur rapidité à coloniser un site récemment perturbé. Les espèces présentes aux premiers stades de la succession disposent généralement de semences de petite taille et dispersées par le vent (Fenner, 1987 ; Hayashi, 1991 ; Ohtsuka, 1999). C'est notamment le cas des composées pionnières exotiques présentes dans les champs cultivés à La Réunion (*Tableau 1.1*). La couleur constitue probablement un facteur important dans l'aptitude à la colonisation en fonction de l'altitude, les espèces aux graines les plus foncées emmagasinant plus aisément la chaleur nécessaire à leur germination, comme le montre l'exemple des mimosacées naturalisées à La Réunion (*Figure 1.4*). Ce sont en outre des espèces à croissance rapide, de fructification abondante (Murray, 1988), et dont la richesse spécifique est liée à la taille de la perturbation (Phillips et Shure, 1990). Les traits de vie qui discriminent les espèces pionnières et post-pionnières ne sont pas sans rappeler la distinction qui s'opère entre espèces de stratégies *r*- ou *K*- (Huston et Smith, 1987). Globalement, les réserves de semences d'espèces pionnières présentes dans le sol décroissent du point de vue de leur richesse spécifique (Falinska, 1999), cette propriété étant utilisée dans les systèmes de cultures reposant sur la jachère longue au cours de laquelle les adventices pionnières indésirables disparaissent.

La zoochorie prend une place prépondérante dans les stades intermédiaires de la succession, les premiers arbres ou arbustes assurant en particulier une fonction de perchoirs à partir desquels les agents biologiques de dispersion (oiseaux, chauve-souris) introduisent des semences par régurgitation ou défécation (Debussche *et al.*, 1982). La distance de dispersion est généralement assez faible et inférieure à 100 m (Debussche *et al.*, 1982 ; Glyphis *et al.*, 1981). Au-delà du transport des graines, l'ingestion peut favoriser la germination, par exemple par simple digestion des enveloppes externes du fruit (Barnea *et al.*, 1991 ; Jones et Doren, 1997). Les fruits de petite taille sont dispersés par davantage d'espèces d'oiseaux que les fruits de grande taille, dans la mesure où ils sont consommés par un plus grand nombre de disperseurs (Murray, 1988).

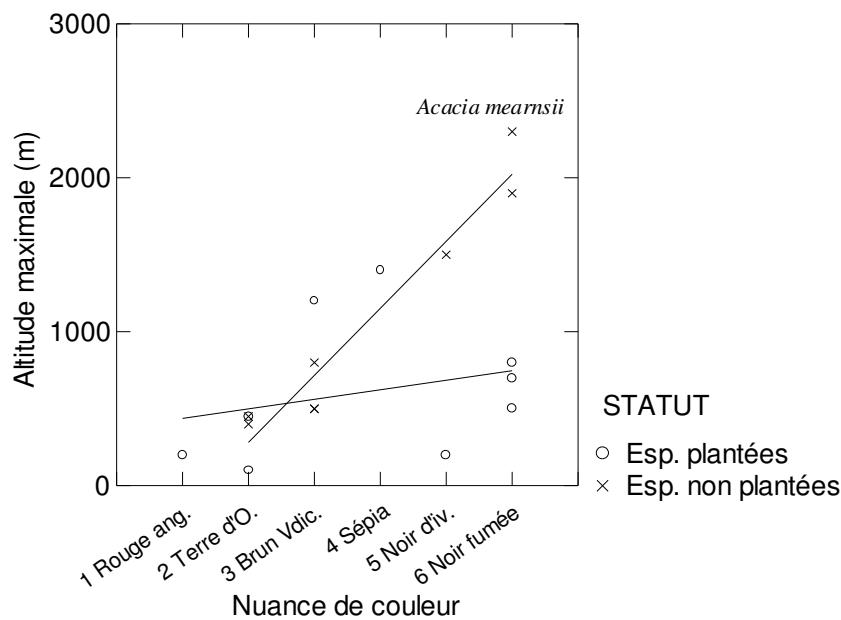
Tableau 1.1 . Longueur et caractéristiques des akènes de la famille des composées herbacées pionnières rencontrées dans les friches récentes des Hauts de La Réunion (d'après Bosser *et al.*, 1976).

Les semences sont de faible taille, munies d'organes assurant une dispersion par le vent (anémochorie), et de couleur sombre, ce qui élève l'accumulation de chaleur au sein de la graine.

Nom	Longueur (mm)	Caractéristiques des akènes
<i>Ageratum conizoides</i>	1.5-1.75	Oblongs, noirs, avec poils courts
<i>Bidens pilosa</i>	6-8	Fusiformes, noirs, ornés d'arêtes à barbes rétroscées
<i>Conyza sumatrensis</i>	1.25-1.5	Ellipsoïdes, ornés de soies blanchâtres de 4-5 mm
<i>Erigeron karwinskianus</i>	1-1.5	Elliptiques, brun pâle, ornés de soies de 2-3 mm
<i>Hypochaeris radicata</i>	4-7 mm,	Oblongs, orange à bruns, ornés de soies plumeuses
<i>Tridax procumbens</i>	2-2.5	Cylindriques, noirâtres, ornés de soies de 2.5-3 mm

Figure 1.4. Variation de l'altitude maximale pour un ensemble de 17 espèces de Mimosacées présentes à La Réunion avec les nuances de couleur (du plus clair au plus foncé) des graines. (D'après Tassin et Rivière, données non publiées)

On observe pour les espèces non plantées (c'est-à-dire naturalisées, à l'exception de *Acacia heterophylla* qui est indigène) et d'une espèce à l'autre un noircissement des graines avec l'élévation de l'altitude maximale. On remarque en particulier que *A. mearnsii*, qui constitue la Mimosacée dont l'altitude maximale est la plus élevée, produit des semences d'un noir sépia. Pour les espèces plantées, dont l'altitude maximale reste nécessairement incertaine, il n'y a pas de relation visible.



Les espèces de fin de succession ont généralement des semences de plus grande taille dont la dispersion est également assurée fréquemment par zoochorie (Fenner, 1987). Dans le cas où le peuplement en place est représenté par des espèces plantées, les plantes ligneuses de sous-bois alors observées sont caractérisées par une tendance nettement zoochore (Geldenhuys, 1997).

c. Les attributs vitaux discriminent les réponses des espèces aux perturbations

Le concept de groupe fonctionnel, déjà évoqué en 2.2.b., a émergé dans les années 1970. Le but d'une classification basée sur des groupes fonctionnels est de décrire un jeu de caractéristiques liées à la physiologie, à la reproduction et à l'histoire de vie pour lequel la variabilité d'une de ces caractéristiques a une valeur écologique non plus seulement descriptive, mais fonctionnelle (Noble, 1989). Ceci part de l'hypothèse sous-jacente que des groupes de plantes peuvent effectivement se distinguer sur de telles bases fonctionnelles en raison d'un nombre limité de combinaisons de caractères retenus pour les caractériser.

Ce concept vise à établir des classifications fonctionnelles des espèces en fonction de leurs traits de vie et de leur positionnement par rapport à un processus écologique donné (Gitay et Noble, 1997). Noble et Gitay distinguent à la base cinq modes de classification biologique (Noble et Gitay, 1996): par phylogénie (en fonction de l'histoire des espèces dans l'évolution), par structure (selon les formes de vie), par utilisation des ressources (c'est-à-dire par guildes, qui utilisent les mêmes ressources), selon le rôle assuré dans l'écosystème (par groupe fonctionnel), et enfin selon la réponse à une perturbation donnée. Pour ce dernier mode, ils distinguent 13 types obtenus par combinaison de divers attributs vitaux dynamiques (moyens de persistance, stade de vie, stade d'établissement dans la succession) (*Tableau 1.2*). Cette typologie sera mobilisée dans l'approche de la dynamique de colonisation des friches agricoles par *A. mearnsii*.

4. LES INVASIONS DE PLANTES, UNE MENACE MAJEURE POUR LA CONSERVATION DE LA BIODIVERSITE

4.1. Un concept basé sur l'extension de l'aire de répartition

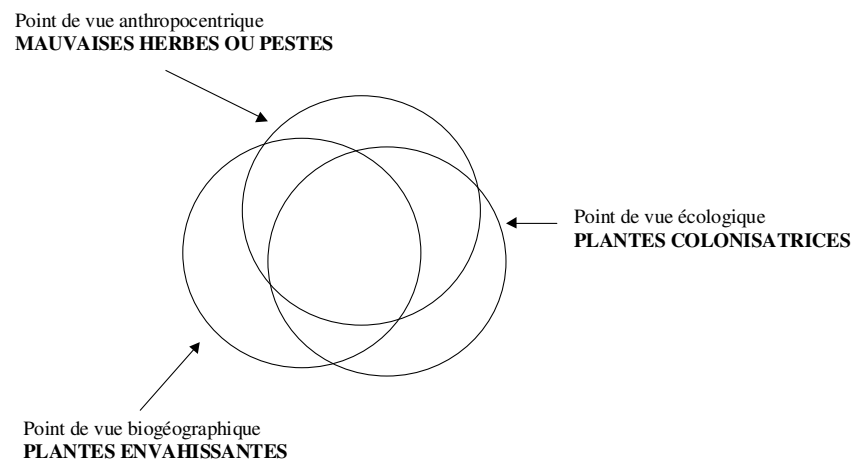
a. Un concept d'ordre biogéographique

Dans une synthèse de la terminologie utilisée, Pysek fait état de la confusion et de la diversité des définitions se rapportant aux invasions biologiques (Pysek, 1995). Au plan théorique, trois types de plantes intrusives peuvent être distingués (Rejmanek, 1995 ; Williamson, 1996) selon la nature des concepts mis en avant, une même plante pouvant relever simultanément des trois types (*Figure 1.5.*). Le point de vue anthropocentrique porte sur les *mauvaises herbes* ou *pestes* en tant que plantes se développant en des endroits où elles ne sont pas désirées, et ayant un effet économique négatif (Williamson, 1996). Ce point de vue reste lié à une perception humaine, nécessairement variable (Eser, 1998). La vision écologique se rapporte quant à elle aux *plantes colonisatrices* qui se manifestent au sein de successions. L'angle biogéographique introduit le concept de *plantes envahissantes* qui s'étendent durablement dans des endroits où elles auparavant absentes (Beerling, 1995 ; Williamson, 1996). Comme nous l'avons vu en introduction, le terme envahissant recouvre une norme négative et devrait plutôt être réservé aux espèces ayant un impact écologique majeur (Davis et Thompson, 2000). Néanmoins, la mesure de cet impact restant aujourd'hui un objet de recherche à part entière (Parker *et al.*, 1999), il paraît préférable, dans la suite de ce document et à la suite de Williamson (1996), d'entendre par envahissante toute plante colonisant un milieu qu'elle n'a encore jamais colonisé.

Tableau 1.2. Typologie des 13 types fonctionnels liés à la colonisation des milieux soumis à des perturbations, basée sur la combinaison de divers attributs vitaux dynamiques (moyens de persistance, stade de vie, stade d'établissement dans la succession) (d'après Noble et Gitay, 1996).

- (1) espèces tolérantes à l'ombre, disposant d'un fonds de semences ou de méthodes de repousse toujours mobilisables (espèces typiquement tardives dans la succession) ;
- (2) espèces tolérantes à l'ombre et vulnérables aux perturbations rapprochées dans l'espace ;
- (3) espèces largement dispersées, intolérantes à l'ombre (espèces typiquement pionnières ou apparaissant après les feux) ;
- (4) espèces apparaissant tôt dans la succession, se régénérant à partir de banques de semences très longévives (la plupart des arbustes de sous-bois ou relevant de communautés régulièrement brûlées relèvent de ce type) ;
- (5) espèces du groupe précédent qui sont vulnérables aux perturbations rapprochées dans l'espace ;
- (6) espèces intolérantes à l'ombre, disposant d'une banque de semences peu longévives, plutôt communes sur les sites où des perturbations sont fréquentes sans affecter la longévité des individus, mais apparaissant rarement de manière précoce dans les successions (ex : arbres longévifs se développant dans les anciens chablis) ;
- (7) espèces disposant de facultés de repousse et se rétablissent sur pied (et parfois à partir de semences) après une perturbation (fréquentes sur les sites où les perturbations apparaissent plusieurs fois au cours de la vie des individus) ;
- (8) espèces exigeant de l'ombre, apparaissant tardivement dans la succession ;
- (9) espèces tolérantes à l'ombre, qui repoussent et ont également des moyens de persistance comme les banques de semences (rares en général) ;
- (10) espèces similaires à celles du type 3, mais repoussant et bien adaptées à des sites fréquemment perturbés ;
- (11) espèces similaires au groupe 4, mais également largement dispersées ;
- (12) espèces semblables au groupe 5, mais également largement dispersées ;
- (13) espèces résistantes aux perturbations (par exemple les arbres résistants aux feux dans des sites fréquemment brûlés).

Figure 1.5. Les mauvaises herbes (ou pestes), les plantes colonisatrices et les plantes envahissantes correspondent à des concepts qui se recouvrent partiellement mais restent distincts les uns des autres en référence à l'un des trois points de vue adoptés (d'après Rejmanek, 1995).



b. L'invasion dérive de l'introduction

Cette définition qui ne se réfère à aucune échelle intègre nécessairement les invasions biologiques naturelles identifiées à des échelles de temps très étendues et participant de l'évolution globale du vivant (Jackson, 1997). Toutefois, la prééminence de l'homme dans les processus d'invasion s'est affirmée dès le 16^{ème} siècle avec les grandes navigations, mais surtout depuis la fin de la seconde guerre mondiale où les échanges mondiaux se sont considérablement développés (Cronk et Fuller, 1995). C'est la prise de conscience de l'action anthropique et notamment de la pression d'introduction dans les processus d'invasion (Simberloff, 1989) qui ont conduit à la nécessité de contrôler ces introductions (Lambinon, 1997 ; Reichard, 1997; Vitousek *et al.*, 1997). La pression d'introduction est en effet une donnée majeure des invasions dans la mesure où la richesse en exotiques d'un milieu apparaît elle-même comme le produit de la pression d'introduction d'exotiques et de la susceptibilité (ou *invasibilité*) du milieu aux invasions (Lonsdale, 1999).

L'introduction, intentionnelle ou fortuite, est définie comme le déplacement par l'homme d'une espèce, d'une sous-espèce ou d'une entité d'un niveau taxinomique inférieur (y compris tout partie d'un individu, gamète ou propagule, susceptible de survivre et de se reproduire) hors de son aire de répartition géographique historiquement connue (IUCN, 2000). Williamson distingue toutefois les termes *importé* (apporté dans un pays ou une région), *introduit* (rencontré à l'état sauvage de manière occasionnelle mais ne se maintenant pas de manière durable) et *établi* ou *naturalisé* (se reproduisant durablement à l'état sauvage) (Williamson, 1996).

4.2. Conséquences écologiques des invasions de plantes

a. Homogénéisation des communautés en faveur d'espèces généralistes

Bien qu'ayant attiré très tôt l'attention de botanistes (Perrier de la Bâthie, 1928) et ayant fait l'objet d'une première synthèse par Elton (1958), ce n'est véritablement qu'au cours des années 1980 que les conséquences des invasions de plantes ont été précisément étudiées. Les effets écologiques à long terme des invasions de plantes restent évidemment mal connus du fait du caractère encore récent de ce domaine d'étude (Lambinon, 1997). A l'échelle du recul dont on dispose, ces effets sont très variables, sans doute à la mesure même de la variabilité des écosystèmes (Cronk et Fuller, 1995), et concernent aujourd'hui tous les milieux, à l'exception des espaces aux conditions abiotiques extrêmes (Macdonald *et al.*, 1989). Globalement, les invasions biologiques conduisent à une homogénéisation des communautés biotiques en faveur d'espèces généralistes (Vitousek *et al.*, 1997). L'effet de banalisation de la flore est visuellement patent dans le cas des écosystèmes insulaires (Conant *et al.*, 1997 ; Meyer et Florence, 1996 ; Thomas, 1998), péniinsulaires (De Selincourt, 1992 ; Holmes et Cowling, 1997) ou aquatiques (Braithwaite *et al.*, 1989 ; Cronk et Fuller, 1995 ; Smirnov et Tretyakov, 1998). La diversité d'habitats peut alors être considérablement réduite, l'espace étant peu à peu occupé par des formations monospécifiques. Mais l'impact de l'invasion dépend notamment de l'adaptabilité du système écologique, c'est-à-dire de sa capacité à s'ajuster aux changements durables par transformation de sa structure et de son fonctionnement (Blandin et Lamotte, 1985).

Il est cependant difficile d'évaluer cet impact de manière intrinsèque dans la mesure où l'invasion est souvent associée à des perturbations du milieu ayant elles-mêmes leur propre impact (Huenneke et Vitousek, 1990 ; Ramakrishnan et Vitousek, 1989 ; Woods, 1997). Si corrélation il y a entre la présence d'une plante invasive et l'appauvrissement de la flore locale, il n'est pas toujours certain qu'il y ait causalité directe (Simberloff, 1990). De plus, cette évaluation est dans la plupart des cas réalisée en comparant des zones envahies à des zones similaires non envahies, en émettant l'hypothèse parfois invérifiable que ces deux ensembles étaient similaires avant l'invasion (Woods, 1997). Enfin,

les évaluations d'impact sont souvent réalisées en dehors de cadres théoriques particuliers ou de manière non standardisée, rendant ainsi difficiles les comparaisons (Parker *et al.*, 1999).

b. Effets directs sur la composition et la structure des communautés

La compétition interspécifique est la plus souvent invoquée dans l'étude de l'impact des invasions de plantes (Woods, 1997). Sous l'effet d'une telle compétition, des espèces animales ou végétales locales peuvent se raréfier (Austin, 1978 ; Lawesson et Ortiz, 1987 ; Macdonald *et al.*, 1989), parfois même jusqu'au bord de l'extinction (Cronk et Fuller, 1995 ; Florens *et al.*, 1998 ; Safford, 1997). L'imputation d'une invasion biologique dans l'extinction d'une espèce se heurte toutefois à deux contraintes : vérifier que l'espèce a effectivement disparu et s'assurer que l'extinction n'a pas une autre origine (Macdonald *et al.*, 1989). A l'inverse, d'autres espèces profitent d'une nouvelle ressource ainsi introduite et représentée par les parties consommables de la plante (Cronk et Fuller, 1995 ; Tassin et Rivière, 1999). Une invasion peut ainsi concourir à des relations de mutualisme (ex : attraction d'insectes pollinisateurs) bénéfiques pour les espèces indigènes (Woods, 1997). Au plan théorique, il reste également envisageable qu'une espèce envahissante tire parti de ressources non accessibles par les communautés indigènes qui, dès lors, ne souffrent pas d'une compétition (Woods, 1997). Enfin, contrairement au règne animal où les exemples sont assez nombreux (Macdonald *et al.*, 1989), très peu de cas de pollution génétique par hybridation d'une plante envahissante avec une plante indigène ont été recensés (Williamson, 1996).

c. Modification des grands processus écologiques

Mais l'altération des grands processus écologiques et notamment des régimes de perturbation demeure sans doute la forme d'impact la plus radicale des invasions de plantes (Mack et D'Antonio, 1998 ; Ramakrishnan et Vitousek, 1989 ; Woods, 1997). Cet impact est semble-t-il d'autant plus élevé qu'il s'agit d'espèces appartenant à des groupes peu représentés dans la flore indigène (Vitousek et Walker, 1989). Peuvent ainsi être durablement modifiés les cycles biogéochimiques (Simberloff, 1990 ; Versfeld et Van Wilgen, 1986 ; Vitousek et Walker, 1989 ; Witkowski, 1991), la fréquence et l'intensité des feux (Austin, 1978 ; Van Wilgen et Richardson, 1985), les processus d'érosion et de sédimentation (Cleverly *et al.*, 1997 ; Cronk et Fuller, 1995 ; Macdonald *et al.*, 1989), les débits des cours d'eau (Dye et Poulter, 1995 ; Van Wilgen *et al.*, 1997) ou les patrons d'infiltration des eaux de pluie (Cleverly *et al.*, 1997 ; Griffin *et al.*, 1989 ; Samways *et al.*, 1996). Aussi la suppression d'une plante envahissante et même des perturbations à l'origine de l'invasion ne garantit-elle pas le retour à l'état initial de l'écosystème envahi (Woods, 1997) : cela pourrait plutôt faciliter de nouvelles invasions (Cronk et Fuller, 1995 ; Vitousek et Walker, 1989 ; Vitousek *et al.*, 1987).

d. Colonisation des taches d'invasion par des plantes indigènes

La colonisation de taches d'invasion par des espèces indigènes a été notamment relevée au Texas (Morrisson, com. pers.), au Cameroun avec *Chromolena odorata* (Mallet, comm. pers.), en Nouvelle-Zélande avec *Ulex europaeus* (Lee, 1986), en Inde avec *A. mearnsii* (Srivastava, 1995) ou en Argentine avec *Rosa rubiginosa* (De Pietri, 1992). On observe que dans plusieurs de ces cas, le rôle des plantes invasives comme barrières naturelles contre le bétail est mis en avant (De Pietri, 1992 ; Lee, 1986). Les densités d'espèces indigènes restent cependant très faibles (Lee, 1986) et l'on peut se demander dans quelle mesure il s'agit bien de processus de colonisation à part entière et non pas d'une simple immigration de plantes à la faveur peut-être de perturbations particulières au sein des taches d'invasion.

4.3. Prédicibilité des invasions : des traits de vie aux groupes fonctionnels

a. Problématique générale

Il serait bien évidemment très utile de disposer de théories permettant d'établir des priorités dans le contrôle des introductions de plantes envahissantes et, à cette fin, d'être en mesure de prédire les risques de nouvelles invasions de plantes sur la seule base de leurs traits biologiques (Rejmanek, 1995 ; Williamson, 1996). La commercialisation croissante d'organismes génétiquement modifiés rend cette question encore plus pressante (Kareiva *et al.*, 1996). Il apparaît cependant de plus en plus que ce sont les interactions entre les traits de vie, le milieu et le niveau de perturbation qui sont les plus déterminantes (Higgins et Richardson, 1998). Il semblerait en outre que les facteurs biotiques liés à la plante, notamment à sa faculté de production de semences et de dispersion, n'ont de réelle importance que durant les premiers stades de l'invasion biologique pour lesquels le nombre d'individus est encore faible (Moyle et Light, 1996). Nous allons cependant voir que malgré leurs limites d'utilisation et leur faible pouvoir de prédictibilité, les traits biologiques n'en constituent pas moins des éléments de connaissance très utiles en écologie des invasions.

b. Les modèles prédictifs de plantes envahissantes basés sur des caractères biologiques restent peu efficaces

Beaucoup de travaux ont porté sur l'établissement d'un portrait-robot des plantes envahissantes, à la suite des travaux de Baker. En résumé, Baker décrit la mauvaise herbe idéale comme une plante pérenne capable de germer dans une gamme étendue de conditions de milieu, de croissance rapide, fleurissant rapidement, auto-compatible, produisant de nombreuses semences à pouvoir de dispersion large, disposant de facultés de reproduction végétative et se révélant un bon compétiteur (Baker, 1965). Mais aucune espèce ne regroupe tous ces traits qui, au demeurant, ne sont pas tous nécessaires pour rendre une plante envahissante. Réciproquement, la présence d'un ou de plusieurs caractères ne permet pas forcément à cette plante de devenir envahissante (Noble et Slatyer, 1980).

La recherche d'attributs particuliers d'une plante envahissante n'apporte pas de réponses satisfaisantes (Thompson *et al.*, 1995), sauf peut-être à l'échelle de certains groupes taxonomiques (Rejmanek et Richardson, 1996). Les caractéristiques biologiques considérées comme d'importants déterminants de l'*invasivité* (*invasiveness*) sont la petite taille des semences, la formation de banques de semences éphémères, une croissance rapide, une courte phase juvénile et une bonne efficacité de la dispersion (Reichard et Hamilton, 1997; Rejmanek et Richardson, 1996 ; Thompson *et al.*, 1995) . Elles restent cependant insuffisamment discriminantes (Beerling, 1995). Par exemple, les espèces disposant de banques de semences longévives sont davantage en mesure de résister à des cycles de sécheresse et sont donc avantagées pour envahir les milieux soumis à de telles contraintes (Lonsdale, 1999).

Des critiques peuvent être formulées quant à la démarche même d'envisager la prédictibilité d'une invasion. Considérant que le propre de toute plante est d'être potentiellement envahissante pour des raisons de simple survie, certains auteurs affirment que la recherche de caractères biologiques spécifiques aux plantes envahissantes est une fausse question (Crawley, 1996). Des études portant sur les caractères physiologiques des plantes envahissantes laissent cependant penser que des généralisations restent bien envisageables (Beerling, 1995; Weiss et Noble, 1984) . Rejmanek fournit ainsi un modèle efficace pour le genre *Pinus*, mais il faut toutefois remarquer que deux des variables prédictives principales sont la longueur de la phase juvénile et l'intervalle entre deux fructifications abondantes (Rejmanek et Richardson, 1996). Or, ces deux variables peuvent varier selon que l'on est en situation d'invasion ou non (Williamson et Fitter, 1996) : il est donc difficilement recevable de mobiliser ces variables en situation d'invasion pour les utiliser ensuite comme variables prédictives.

Un important ensemble de critiques tient ainsi dans le fait que les traits biologiques de la plante peuvent être modifiés après introduction. C'est notamment ce qui peut être observé en situation directe

de compétition. Ainsi, en Australie, *Crysanthemoides monilifera* remplace *Acacia longifolia* dans les espaces dunaires du fait de meilleures performances dans la photosynthèse, ce qui n'apparaît pas pour ces deux plantes lorsqu'on les cultive séparément (Weiss et Noble, 1984). Ceci montre que les traits biologiques eux-mêmes apparaissent donc difficilement discriminants si l'on omet de les considérer dans des situations d'interactions entre plantes et plus généralement avec le milieu d'accueil. D'autre part, s'il ne semble pas y avoir évolution génétique des traits de vie (ex : taille de la plante) entre le site d'origine et le site envahi, on relève une possible plasticité face à un changement d'environnement (Willis *et al.*, 2000). Les études prédictives réalisées ne prennent pas non plus en compte le fait qu'une plante peut mettre plusieurs années, voire plusieurs dizaines d'années avant de devenir envahissante (Kowarik, 1995 ; Wade, 1997).

Si l'on quitte le domaine des traits biologiques de la plante, on s'aperçoit que l'aire d'origine constitue un bon prédicteur pour une région d'introduction donnée (Goodwin *et al.*, 1999). Le fait qu'une espèce donnée se soit déjà révélée envahissante dans un autre endroit du monde constitue également un bon prédicteur (Reichard et Hamilton, 1997; Williamson et Fitter, 1996), mais comme nous l'avons vu en introduction, cela relève néanmoins de la tautologie et consiste tout simplement à dire qu'une plante envahissante peut être envahissante. En l'absence de caractères prédictifs satisfaisants, Williamson et Fitter (1996) proposent une approche statistique dite règle des 1/10 selon laquelle la filiation *importation de plantes* → *présence dans les espaces de vie sauvage* → *naturalisation* → *induction de problèmes économiques* s'opère avec un taux de réussite de 10 % environ pour chaque changement d'étape. Mais ces proportions restent nécessairement estimatives car le délai nécessaire au franchissement de chacune de ces étapes diffère d'une plante à l'autre (Kowarik, 1995 ; Williamson et Fitter, 1996).

c. Groupes fonctionnels et invasions

S'agissant du « syndrome d'invasion », l'objet est de réunir un jeu de caractères fonctionnels qui déterminent la possibilité d'une invasion. Noble a proposé un jeu de paramètres (Noble, 1989), fournissant une bonne base de réflexions et de recherches basée sur un simple modèle de dynamique des populations. En situation d'équilibre observée dans l'aire native de la plante, on a l'équation suivante :

$$fve/ml [(1 - s) (1 - j) (1 - a) = 1]$$

avec : s = taux de semences en vie après une année ou une saison de croissance ; e = taux d'établissement des juvéniles ; j = taux de survie des juvéniles ; m = taux de maturation des juvéniles ; a = taux de survie des adultes ; f = effort de floraison (ou de fructification) ; v = pertes entre la floraison et la mise à disposition de semences au sol. Parmi ces paramètres, a et f sont des propriétés physiologiques des espèces, supposées ne pas changer beaucoup si les espèces sont introduites dans un habitat similaire à leur habitat d'origine. Les paramètres v , e et m sont par contre davantage liés aux conditions biotiques et abiotiques du milieu d'accueil.

L'un des prédicteurs biologiques les plus pertinents qui apparaît ici est l'effort de floraison (ou fructification) (Noble, 1989). Il traduit qu'une plante soumise à des conditions d'environnement nouvelles (par exemple marqué par l'absence de parasitisme des pièces reproductrices) peut être amené à produire davantage de semences, comme cela a été souvent observé (Cronk et Fuller, 1995), notamment sur des espèces du genre *Acacia* (Williamson, 1996). Mais un changement des pertes entre la floraison et la mise à disposition de semences au sol, du taux d'établissement des juvéniles ou du taux de maturation de ces derniers avec l'évolution des conditions de milieu est également déterminant. On observe que Noble choisit de ne pas tenir compte du pouvoir de dispersion de la plante, considérant que ce dernier n'est fonctionnellement important que pour des sites déjà envahis, ou bien si la variabilité des sites est telle que la probabilité d'extinction locale est élevée (Noble, 1989). Un autre point important est que la viabilité des semences dans le sol n'est considérée comme un caractère de prédisposition à l'invasion que dans la mesure où cela permet à la plante de persister au-delà de changements d'environnement au cours desquels les conditions de milieu ne conviennent pas à son développement. Elle n'en demeure pas moins un point fondamental dans la distinction, au

sein d'une matrice végétale de départ, de groupes fonctionnels aptes à la colonisation d'une perturbation (Lavorel, 2000). Un troisième point capital est que le succès de l'invasion est déterminé tant par les conditions d'environnement que par les caractéristiques fonctionnelles de la plante.

d. Les mimosacées exotiques à La Réunion

Les mimosacées figurent parmi les quatre familles regroupant le plus de plantes ligneuses envahissantes dans le monde (Binggeli, 1996). A La Réunion, seul *Acacia heterophylla* constitue une mimosacée indigène. On observe que 11 (42.3 %) des 26 mimosacées importées s'y sont naturalisées, six (23.1 %) d'entre elles pouvant être considérées comme nuisibles (Tassin, 1999), ces taux étant très supérieurs aux données statistiques habituelles (Williamson et Fitter, 1996). Les mimosacées sont capables de fructifier abondamment (Hughes et Styles, 1989), les semences étant alors dispersées par le vent, les eaux de ruissellement, les grands herbivores (Brown et Carter, 1998 ; Brown et Archer, 1999) ou les oiseaux (Glyphis *et al.*, 1981). Certaines espèces drageonnent de manière très efficace, comme par exemple *Dichrostachys cinerea*. Les semences peuvent entrer en dormance dans le sol et conserver un pouvoir germinatif pendant plusieurs dizaines d'années (Sherry, 1971). Le passage d'un feu (Auld et Bradstock, 1996 ; Mbalo et Witkowski, 1997) ou la simple suppression de la couverture végétale (Itoh *et al.*, 1990) peut ensuite lever cette dormance et induire la germination. Ces caractéristiques dynamiques et l'aptitude à fixer l'azote atmosphérique de l'azote à l'aide de symbiotes confère aux mimosacées une place majeure dans la colonisation des milieux réunionnais soumis à des perturbations.

4.4. L'invasibilité : une propriété émergente des systèmes écologiques

a. Qu'est-ce que l'invasibilité ?

L'*invasibilité* d'un milieu peut être définie comme la facilité avec laquelle des organismes introduits par la médiation de l'homme deviennent des membres établis de leurs communautés biotiques d'accueil (Levine et D'Antonio, 1999). Elle peut ainsi être également définie au sein d'un système comme le rapport des espèces exotiques introduites puis naturalisées au nombre d'espèces introduites mais non naturalisées, après mise en jeu de phénomènes aléatoires (ex : sécheresse), de mauvaise adaptation (ex : espèces tropicales introduites en milieu tempéré), de prédation ou de parasitisme, et enfin de compétition avec la végétation en place (Lonsdale, 1999). L'invasibilité est à distinguer de la vulnérabilité aux invasions avec laquelle est souvent confondue (Levine, 1999), et bien entendu de la pression d'introduction (Beerling, 1995 ; Mooney et Drake, 1989 ; Simberloff, 1989) dont elle reste fondamentalement indépendante.

Les inventaires entrepris sur les types de milieux envahis montrent que tous sont susceptibles d'être envahis, certains l'étant davantage que d'autres (Williamson, 1996). De nombreux facteurs de l'environnement, tant abiotiques (climat, sol) que biotiques (plantes compétitrices, herbivores, pathogènes, pollinisateurs, mutualistes, agents de dispersion) interagissent en faveur d'une invasion biologique (Crawley, 1996; Hobbs et Humphries, 1995 ; Richardson *et al.*, 1994 ; Thompson *et al.*, 1995). Une facilitation des nouvelles invasions peut s'opérer de la part d'organismes envahissants déjà présents dans le milieu, donnant lieu à l'hypothèse dite de *fusion d'invasion* (Simberloff et Von Holle, 1999). Cette hypothèse est par exemple illustrée par le cas des invasions de plantes à fruits charnus facilitées par des oiseaux frugivores exotiques (Male *et al.*, 1998 ; Mandon-Dalger *et al.*, 1999; Perrier de la Bâthie, 1928 ; Rejmanek, 1995). Cela introduit la notion de *fenêtre d'invasion* proposée en 1986 par Johnstone (cité par Kowarik, 1986) selon laquelle les conditions prédisposant à une invasion se manifestent à un moment particulièrement favorable.

b. Invasibilité et diversité biologique

Contrairement aux appréciations de Elton (1958), la richesse spécifique constitue un indicateur médiocre de l'invasibilité d'un milieu, des corrélations aussi bien négatives (Tilman, 1999) que positives (Levine et D'Antonio, 1999; Wiser *et al.*, 1998) pouvant apparaître entre ces deux éléments (Chapin *et al.*, 2000; Higgins et Richardson, 1998; Levine et D'Antonio, 1999; Wiser *et al.*, 1998). A richesse spécifique égale, l'identité des espèces et des groupes fonctionnels en place importent également (Lavorel, 2000; Van der Putten *et al.*, 2000). Les espèces exotiques ayant des traits biologiques nouveaux par rapport à la flore indigène disposent ainsi d'avantages fonctionnels par rapport aux autres et se montrent plus compétitives (Ramakrishnan et Vitousek, 1989). Des effets d'échelle, plus haut signalés, interviennent également quant à l'importance de la diversité biologique dans l'invasibilité d'un milieu (Chapin *et al.*, 2000; Parker *et al.*, 1999), mais également dans l'interaction des facteurs d'invasibilité (Prieur-Richard et Lavorel, 2000). De nombreux facteurs d'invasibilité peuvent ainsi être impliqués, dont il importe dès lors de déterminer l'échelle d'implication correspondante (Higgins *et al.*, 1999). Un bon exemple de multiplicité de facteurs d'invasibilité et d'échelles correspondantes est fourni par les bords de rivières dont l'invasibilité est imputable aux perturbations créées par le mouvement de la nappe d'eau, au dépôt d'alluvions après inondation, à la forte richesse spécifique des communautés et au rôle de corridor que joue le cours d'eau dans le transport de propagules (Edwards *et al.*, 1995; Planty-Tabacchi, 1997; Stromberg *et al.*, 1997).

c. Invasibilité et perturbations

L'importance des perturbations dans les phénomènes d'invasion a été très tôt soulignée (Perrier de la Bâthie, 1928). Aujourd'hui, l'importance des perturbations naturelles (vent, feux) ou d'origine humaine dans l'invasibilité des écosystèmes est admise (Duggin et Gentle, 1998; Fox et Fox, 1986; Gentle et Duggin, 1997; Hobbs et Huenneke, 1992; Hobbs, 1989). Les zones humides, lieux de perturbations naturelles (inondations, assèchements) ou d'origine humaine (activités de régulation des eaux), apparaissent particulièrement invasibles (Beerling, 1995; Braithwaite *et al.*, 1989; Edwards *et al.*, 1995; Ferreira et Moreira, 1995). Selon certains auteurs, l'effet de la perturbation est d'autant plus fort que celle-ci réduit les interactions entre espèces, et donc leur compétitivité (Fox et Fox, 1986; Kruger *et al.*, 1986). Plus généralement, on considère que ce sont la nature des ressources limitantes, le régime naturel de perturbations et, plus généralement, la fluctuation des ressources qui vont déterminer quelles sont les perturbations ayant l'effet le plus élevé (Davis *et al.*, 2000; Hobbs, 1989).

d. Invasibilité et vulnérabilité des îles aux invasions

A la faveur d'une certaine confusion dans les concepts mobilisés, certains éléments sont habituellement invoqués pour mettre en avant une invasibilité particulière des systèmes insulaires. Le développement qui suit tend à montrer que rien ne confirme cette hypothèse : l'ampleur des invasions que l'on observe sur les îles tiendrait non pas à une invasibilité particulière mais plutôt à des facteurs historiques ou géographiques qui ont favorisé l'exercice d'introduction d'organismes selon une pression particulièrement élevée et dans un contexte de fortes perturbations anthropiques.

Tout d'abord, la pauvreté des îles en espèces peut signifier qu'il y a plus de niches vacantes et moins de compétition de la part des espèces natives. Cette hypothèse en faveur d'une forte invasibilité des îles est plausible, particulièrement dans les habitats perturbés par l'homme, mais elle n'offre qu'une explication partielle (Whittaker, 1998) et des études portant sur le succès de la colonisation des îles par des oiseaux introduits tendent à la réfuter (Moulton *et al.*, 1996; Simberloff, 1992). Il est notamment souvent admis que les espèces insulaires sont moins compétitives que les espèces continentales, du fait de leur long isolement (Chapuis *et al.*, 1995; Loope et Mueller-Dombois, 1989). L'exemple de *Myrica faya*, d'origine insulaire et devenue envahissante aux îles Hawaïi (Vitousek et Walker, 1989), montre cependant que l'origine continentale n'est pas indispensable pour qu'une espèce soit

compétitive à l'égard d'espèces insulaires. L'appartenance à un autre ensemble biogéographique peut ainsi se révéler suffisante (Whittaker, 1998). En revanche, l'évolution de la flore et de la faune en conditions d'isolement, le plus souvent sans adaptation à l'herbivorie, le piétinement ou la prédation par les animaux, a conduit à la perte de mécanismes de défense chez la plupart des espèces endémiques, marquées par exemple par l'absence d'épines ou de substances chimiques caustiques ou toxiques. Aussi l'introduction de grands herbivores (chèvres, moutons, vaches) dans les îles est-elle particulièrement fâcheuse (Coblentz, 1990 ; Keegan *et al.*, 1994 ; Le Corre et Jouventin, 1997). Cela se rapporte plus à la vulnérabilité des îles qu'à leur invasibilité. En outre, les espèces insulaires ne sont pas dépourvues de capacités de compétition car elles évoluent également dans des contextes soumis à de fortes perturbations naturelles comme le volcanisme, les cyclones ou le feu.

Il est également courant de présenter les îles comme particulièrement invasibles dans la mesure où les espèces y sont généralement introduites sans leur cortège naturel d'insectes ravageurs et de pathogènes, ce qui leur procure un avantage sur les espèces indigènes (Cronk et Fuller, 1995). Pour autant, il faut observer que ce point ne relève pas d'une spécificité insulaire (Whittaker, 1998). D'autre part, on explique volontiers que les îles ont constitué les premiers points d'étape ou les premières colonies des Européens, d'où résultent une longue histoire de perturbations anthropiques favorables aux invasions (Cronk et Fuller, 1995). Mais ceci ne permet pas d'expliquer le niveau d'impact très élevé de certaines invasions dans des milieux apparemment peu perturbés, comme par exemple celle de *Miconia calvescens* (Meyer et Florence, 1996) à Tahiti ou de *Ligustrum robustum* à La Réunion (Lavergne *et al.*, 1999).

D'autres éléments d'explication apparaissent davantage pertinents. En premier lieu, en tant que carrefour sur les routes de navigation internationale, particulièrement au temps de la marine à voile, les îles ont constitué depuis longtemps des points d'approvisionnement en eau et vivres, et des points d'étape pour le commerce. Soumises en outre à plusieurs tutelles successives, elles ont ainsi bénéficié d'importants régimes d'introduction explorant des champs biogéographiques larges et variés (Whittaker, 1998). En second lieu, la faible taille des îles fait que leur histoire est concentrée en une aire réduite, au sein de laquelle se sont articulées exploitation, perturbations et introductions (Whittaker, 1998). Cependant, dans les îles jeunes, la relative pauvreté en groupes fonctionnels des communautés indigènes pourrait constituer un des facteurs explicatifs intrinsèques de leur invasibilité par des plantes exotiques (Rameau, comm. pers.).

e. Conséquences sur la lutte contre les plantes envahissantes

Les pratiques de lutte en vigueur à La Réunion portent le plus souvent sur le contrôle du développement de la plante incriminée selon l'approche classique de la malherbologie. Or, lutter contre une plante envahissante sans s'intéresser aux facteurs du milieu prédisposants à l'égard de cette invasion revient à ne s'intéresser qu'à un fragment du processus global d'invasion. Au-delà de l'indispensable contrôle des introductions (MacDonald, 1989), il apparaît théoriquement indispensable d'intervenir le plus en amont possible, par la détection précoce (Reichard et Hamilton, 1997), mais aussi par la modification des activités humaines perturbatrices du milieu (Hobbs et Humphries, 1995 ; Luken *et al.*, 1997). Mais sans doute faut-il rester prudent sur ce point car on relève que l'implication des pratiques de mise en valeur du milieu dans la prévention des invasions est le plus souvent citée *a contrario*, comme par exemple l'impact positif du déroctage sur l'extension de *Schinus terebenthifolius* en Arizona (Jones et Doren, 1997).

Au demeurant, la théorie de l'invasion en cascade (*invasional meltdown*) (Simberloff et Von Holle, 1999) présentée plus bas, laisse entendre que la réversibilité des changements induits par l'invasion d'une plante reste probablement faible.

Tableau 1.3. Classement d'études (N = 61) analysant l'impact d'organismes envahissants sur la diversité biologique, selon les attributs et les niveaux d'organisation de la diversité biologique.

Niveau d'organisation	Composition	Structure	Fonctions
Echelle génétique		(Macdonald <i>et al.</i> , 1989)	
Espèce	(Fogarty et Facelli, 1999)		
Communauté -Ecosystème	(Austin, 1978; Braithwaite <i>et al.</i> , 1989; Carcaillet, 1993; Chevennement, 1990; Figier et Soulères, 1991; Fleischmann, 1997; Florens <i>et al.</i> , 1998; Forsy et Allen, 1999; Franklin, 1999; Gargominy <i>et al.</i> , 1996; Gobbi <i>et al.</i> , 1995; Lavergne <i>et al.</i> , 1999; Lavergne, 1978; Lawesson, 1990; Lodge <i>et al.</i> , 1998; Macdonald <i>et al.</i> , 1991; Meyer et Florence, 1996; Shimizu et Tabata, 1985; Simberloff, 1990; Strasberg, 1995; Walker et Smith, 1997; Woods, 1997)	(Allen, 1998; Bruce <i>et al.</i> , 1997; Coblenz, 1990; Griffin <i>et al.</i> , 1989; Henderson et Musil, 1984; Herman, 1997; Holmes et Cowling, 1997; Holmes et Cowling, 1997; Hughes, 1994; Mauchamp, 1997; Pickart <i>et al.</i> , 1998; Scowcroft, 1997; Van Wilgen et Richardson, 1985; Wester et Wood, 1977; Westman, 1990; Williamson, 1998; Wyckoff et Webb, 1996)	(De Pietri, 1992; Horvitz <i>et al.</i> , 1998; Ley et D'Antonio, 1998; Mac Carter et Gaynor, 1980; Macdonald <i>et al.</i> , 1989; Mack et D'Antonio, 1998; Nemoto <i>et al.</i> , 1997; Ramakrishnan et Vitousek, 1989; Scowcroft, 1997; Simberloff et Von Holle, 1999; Stromayer et Warnell, 1998; Van Wilgen et Richardson, 1985; Versfeld et Van Wilgen, 1986; Vitousek et Walker, 1989; Walker et Smith, 1997; Westman, 1990; Witkowski, 1991)
Paysages	(Cronk, 1989; Cuddihy et Stone, 1990; Fensham et Cowie, 1997; Franklin, 1999; Kowarik, 1995; Rose et Fairweather, 1997)	(Austin, 1978; Coblenz, 1990; Huston, 1994; Pickart <i>et al.</i> , 1998)	(Allen, 1998; Austin, 1978; Boucher et Stirton, 1980; Dye et Poulter, 1995; Macdonald <i>et al.</i> , 1989; Mack et D'Antonio, 1998; Witkowski, 1991)

Tableau 1.4. Eléments d'invasibilité selon la structure du paysage

Eléments de structure	Références	Commentaires
Taches (taille, changements, forme)	(Forman et Godron, 1986; Kowarik, 1995) (Meyer et Florence, 1996; Vitousek et Walker, 1989) (Strasberg, 1995)	Rôle des taches de perturbation dans les dynamiques de population Ouverture de la canopée (suite ou non à des perturbations) Résistance aux cyclones
Corridors (ex : routes, réseaux hydrographiques, ravines)	(Brock et Farkas, 1997; Brown et Carter, 1998; Lonsdale, 1993; Strasberg, 1994) (Planty-Tabacchi, 1997) (Kowarik, 1995)	Rôle en tant que couloir de dispersion Rôle en tant que structure soumise à des fluctuations Rôle de connexion entre milieux naturels et milieux urbains
Hétérogénéité	(Glyphis <i>et al.</i> , 1981; Vitousek et Walker, 1989) (Hobbs et Humphries, 1995; Huenneke, 1997)	Rôle des arbres-perchoirs Fragmentation et multiplication des écotones

Des effets pervers peuvent se manifester à la suite d'actions de lutte. La suppression d'une espèce envahissante peut en effet constituer en soi une nouvelle perturbation pouvant être favorable à de nouvelles invasions (Hobbs et Humphries, 1995 ; Luken *et al.*, 1997), un contrôle par taches étant sans doute préférable (Devine, 1977).

Enfin, le coût des opérations de lutte nécessiterait en soi une hiérarchisation des plantes envahissantes, du point de vue de leur impact (Hiebert et Stubbendieck, 1993), ce type de travail n'ayant été que récemment entrepris à La Réunion (Cazanove, 1999). Il est vrai que l'évaluation de l'impact d'une plante envahissante est une opération qui recouvre de nombreuses difficultés, comme nous allons maintenant l'examiner.

4.5. Vers une trame méthodologique commune pour mesurer les effets des plantes envahissantes

La mise au point d'outils d'évaluation de l'impact des espèces exotiques sur le milieu constitue l'un des enjeux fondamentaux actuels de l'étude des invasions biologiques (Parker *et al.*, 1999). La Réunion fournit un bon exemple pour lequel, en l'absence d'une méthode standardisée, les appréciations de l'impact des plantes envahissantes divergent fortement d'un auteur à l'autre (Cadet, 1980 ; Lavergne, 1978 ; Macdonald *et al.*, 1991).

a. Définir l'impact

Selon Parker (Parker *et al.*, 1999), l'impact d'un organisme envahissant peut se mesurer à cinq niveaux : le niveau génétique (ex : hybridation), l'individu (ex : mortalité, croissance), la population (ex : abondance, accroissement), la communauté (ex : richesse spécifique, structure trophique) et, enfin, le processus écologique au sein des écosystèmes (ex : ressources, productivité primaire). La première conséquence est que pour apprécier cet impact, on doit nécessairement se référer à plusieurs niveaux d'organisation. Pourtant, une analyse sommaire de la littérature scientifique à partir d'un échantillon de documents montre que les impacts de plantes sont envisagés le plus souvent sous l'angle des communautés biotiques et de leurs modifications (*Tableau 1.3*). Dans la majorité des cas, ces études portent de surcroît sur une seule composante du milieu (par exemple l'abondance des plantes à fleurs ligneuses indigènes). Aussi, les conséquences de l'invasion d'une espèce donnée sur un milieu particulier sont le plus souvent renseignées de manière fragmentaire.

Le paysage apparaît comme un niveau d'organisation fondamental de l'invasion (Forman et Godron, 1986 ; Hobbs et Humphries, 1995 ; Parker *et al.*, 1999). L'écologie du paysage, qui traite des relations spatio-temporelles entre l'homme et les paysages aménagés, offre de surcroît un cadre théorique et méthodologique particulièrement approprié pour étudier les invasions au niveau du paysage (Naveh et Lieberman, 1994). Cet intérêt apparaît en outre d'autant plus grand en milieu rural que les changements de mise en valeur des sols constituent des facteurs essentiels de la distribution des espèces et du déroulement de processus écologiques (Balent *et al.*, 1998). Pourtant, les études qui intègrent par exemple les éléments de paysage dans l'approche de l'invasibilité de systèmes écologiques sont à notre connaissance peu nombreuses (*Tableau 1.4*).

Notons que l'évaluation économique des invasions de plantes, tant au plan de l'impact qu'à celui des coûts de contrôle, est rarement envisagée (Higgins *et al.*, 1997 ; Hughes, 1995 ; Van Wilgen *et al.*, 1997). Elle reste de toute façon une manière anthropocentrique d'évaluer cet impact (Parker *et al.*, 1999) et n'a qu'une valeur extrinsèque au système considéré, en revanche nécessaire pour décider d'actions de lutte (Williamson, 1996).

b. Au-delà de l'évolution de la richesse : évaluer les changements induits par une invasion dans la composition des communautés

Une importante difficulté est de parvenir à rendre compte de la réponse de l'ensemble d'une communauté d'organismes à une invasion (Parker *et al.*, 1999). La plupart des évaluations portant sur les changements induits par des invasions à l'intérieur de communautés biotiques portent de manière réductrice sur des éléments de richesse de ces dernières. Des exemples devenus classiques attestent de la disparition de certaines espèces en situation d'invasion, comme par exemple l'invasion de *Mimosa pigra* dans le nord de l'Australie (Braithwaite *et al.*, 1989; Lonsdale, 1993). Un organisme envahissant peut induire une diminution générale de l'abondance de tous les éléments d'une communauté, par exemple dans le cas d'une simple concurrence spatiale. Mais il peut théoriquement également avoir des effets différents d'une espèce à l'autre, bien que l'on ne trouve pas dans la littérature d'exemples allant dans ce sens dans le cas d'écosystèmes naturels, les agrosystèmes ou les forêts cultivées fournissant à l'inverse quantité d'exemples d'impact ciblé sur une espèce particulière. Le suivi d'histogrammes de populations d'espèces indigènes au cours du temps pourrait constituer un bon élément d'appréciation de l'impact d'une invasion (Vitousek, 1990). Une autre démarche, plus synthétique, est de recourir à des méthodes d'ordination basées sur l'analyse multivariée (Lebart *et al.*, 1995) de manière à évaluer les changements à l'intérieur de communautés suite à des invasions (Parker *et al.*, 1999). Les exemples de ce type restent néanmoins rares (Holmes et Cowling, 1997).

Une autre approche peut consister à recourir à des indicateurs tels que des indicateurs biologiques ou des paramètres d'intégrité biotique. L'utilisation de bio-indicateurs qui rendent compte de changements de biodiversité est couramment pratiquée avec les oiseaux (Furness et Greenwood, 1993; Noss, 1990) ou les arthropodes (Deconchat, 1999). Mais ceci renvoie à une autre difficulté qui est de trouver un bio-indicateur qui soit à la fois commode d'utilisation, sensible aux changements auxquels on s'intéresse, ubiquiste, ayant un cycle de reproduction court et, si possible, revêtant un rôle fonctionnel important (Parker *et al.*, 1999). On peut également choisir de se baser sur des paramètres d'intégrité biotique tels que la richesse en espèces indigènes, celle en espèces exotiques, le rapport de ces deux richesses, le taux de recouvrement en espèces indigènes, celui en espèces exotiques ou le rapport de ces deux taux de recouvrement (Gilfedder et Kirkpatrick, 1998). L'utilisation de ces paramètres introduit cependant de nouvelles difficultés, sachant que l'intégrité dépend de facteurs spatiaux tels que par exemple l'éloignement du site à la relique forestière indigène la plus proche (Gilfedder et Kirkpatrick, 1998). Néanmoins, le recours à l'intégrité biotique apparaît envisageable dès lors que l'on se contente de suivre par ce moyen un même site tout au long de ses différents états d'invasion (Parker *et al.*, 1999).

Dans tous les cas, il apparaît tout à fait cohérent de ne pas se référer qu'aux espèces indigènes, qui ne représentent qu'un fragment de la communauté dont la composition est justement censée dépendre des exotiques en présence. Néanmoins, dans la plupart des cas, les mesures d'impact ne sont évaluées qu'à l'aune des changements induits sur les plantes indigènes (Costello *et al.*, 2000; Florens *et al.*, 1998; Luken, 1992; Ogle *et al.*, 2000; Pickart *et al.*, 1998; Shimizu et Tabata, 1985; Suarez *et al.*, 1998). Cet écueil est souligné par Thompson *et al.* (1995), Crawley (1996), Davis et Thompson (2000) pour lesquels il n'existe aucune différence fondamentale entre les plantes indigènes et exotiques.

c. Des effets synergiques sont possibles dans les cas d'invasions multiples

En tout site donné, on se situe rarement en présence d'une seule invasion. Des effets synergiques sont envisageables entre plusieurs invasions, ce qui a donné lieu à l'hypothèse dite de *fusion d'invasion* déjà évoquée plus haut (Simberloff et Von Holle, 1999). Des exemples sont fournis avec l'introduction d'un vertébré perturbant le milieu (Cuddihy et Stone, 1990; Vitousek *et al.*, 1987) ou agissant comme disperseur (French, 1996; Mandon-Dalger *et al.*, 1999) de plantes exotiques. Des observations personnelles conduites en cage montrent qu'à La Réunion, l'ingestion préalable de fruits de Vigne marronne (*Rubus alceifolius*) peut doubler le délai séparant l'ingestion de la défécation de fruits de Tabac marron (*Clidemia hirta*) par le Merle de Maurice (*Pycnonotus jocosus*), dont la distance

possible de dispersion est ainsi accrue. Il y a donc dans ce cas interaction positive entre trois espèces envahissantes. A cette hypothèse est opposée celle de la résistance biotique, qui accorde une large place aux mécanismes de compétition, et selon laquelle l'introduction d'un nouvel organisme exotique concourt à accroître la résistance du système écologique considéré à l'égard de nouvelles invasions (Moulton *et al.*, 1996). Ces deux hypothèses, toutes deux plausibles, restent cependant basées sur un trop petit nombre d'exemples pour être l'une ou l'autre validées.

d. Comparer les impacts

Comparer les impacts d'un lieu à un autre apparaît peu envisageable. Par contre, une hiérarchisation de l'impact des plantes envahissantes en un lieu donné est souhaitable. MacDonald et ses collaborateurs ont proposé une telle hiérarchie pour les forêts de La Réunion, en s'intéressant à l'abondance des plantes exotiques et à la valeur biologique des sites concernés mais sans toutefois intégrer l'impact écologique de ces plantes (Macdonald *et al.*, 1991). Hiebert propose quant à lui une méthode visant à couvrir de manière assez exhaustive les différentes composantes de l'impact, mais avec cependant trop de précision pour qu'elles puissent être renseignées de manière fiable (Hiebert et Stubbendieck, 1993). A l'heure actuelle, la hiérarchisation des impacts souffre du manque de méthodes suffisamment performantes et standardisées (Parker *et al.*, 1999).

e. Intégrer la perception de l'impact par les usagers

La perception de l'impact des plantes envahissantes renvoie à des éléments philosophiques (Eser, 1998) qui ne sont pas du ressort de cette thèse. Néanmoins peut-on souligner que l'idée de nature dans un paysage artificialisé peuplé d'organismes exotiques, tel que l'on peut en observer à La Réunion, est une notion complexe. Non sans humour, Collard évoque ainsi l'exemple des banlieues californiennes pour lesquelles le paysage de référence est celui des plaines déboisées parcourues de grands troupeaux de bovins guidés par les cow-boys (Collard, 1996). Dans le cadre plus spécifique de cette thèse vient en outre se superposer la perception spécifique de la friche, envahie ou non. Autour de la déprise agricole et de la friche qui en est un produit, se nouent des débats concernant autant la désertification de l'espace rural que les rapports entre l'environnement et la société, et pour lesquels c'est la conception esthétique des classes dominantes et des décideurs qui finit par s'imposer (Laurent, 1992). Laurent souligne à cet endroit les effets pervers de maintenir un paysage agricole sous prétexte de maintenir un potentiel productif là où il a en fait disparu.

L'appréciation globale de l'impact d'une plante sur l'environnement procède en outre de conflits d'intérêt (Williamson, 1996), particulièrement prégnants dans les processus de décision qui président à l'émergence d'actions de lutte ou au contraire à la manifestation d'un certain attentisme. A La Réunion, de tels conflits sont essentiellement marqués par les usages (ex : récolte de fruits de Goyaviers ou de Faux-Poivriers, de bois d'Acacia, de fourrage de Tamarin d'Inde) ou par des cadres de perception qui renvoient à un lieu familial (ex : le jardin) ou une période regrettée (ex : la pleine activité agricole du début du siècle).

B. LA REUNION : UNE ILE MONTAGNEUSE TROPICALE

1. L'ENVIRONNEMENT PHYSIQUE

1.1. Une île océanique tropicale

a. Une île océanique vraie

L'île de la Réunion est une émergence volcanique issue d'un rift fossile réactivé il y a 3 millions d'années, située dans l'océan Indien par 55°3 de longitude est et 21°7 de latitude sud, à 660 km à l'est de Madagascar, légèrement au nord du tropique du Capricorne. Ile océanique vraie, elle forme avec Maurice et Rodrigues l'archipel le plus méridional de l'océan Indien tropical : les Mascareignes. Les Comores et Aldabra sont à 1500 km au nord-ouest, à l'entrée du Canal de Mozambique ; les Seychelles et les Amirantes sont à 1800 km au nord ; les Chagos, les Maldives et les Laquedives sont respectivement à 2500, 3600 et 4000 km au nord.

b. Une formation volcanique jeune

Matérialisée par un ensemble de laves basaltiques échappées d'une cassure de l'écorce terrestre par 4000 m de fond, la Réunion est géologiquement jeune. Des deux massifs qui la composent, celui du Piton des Neiges (3069 m), le plus ancien, a environ 2.1 millions d'années. En éruption jusqu'à il y a 200 000 ans, ses laves ont recouvert des formations plus anciennes qui affleurent par endroits à La Montagne ou au Morne des Lianes. Sur son flanc oriental, le massif de la Fournaise (2631 m), toujours en activité, est plus récent. La rive droite de la Rivière des Remparts, vestige des premières éruptions, n'a que 350 000 ans. Maurice est plus ancien (8 millions d'années environ), mais Rodrigues est plus jeune (1.5 million d'années). La surface actuelle de l'île de La Réunion, destinée à devenir un jour un atoll, est de 2500 km².

c. Un milieu très contrasté

Mais si La Réunion bouleverse l'image classique des îles tropicales, elle le doit d'abord à ses « Hauts ». Entre les deux massifs du Piton des Neiges et de la Fournaise, la Plaine des Cafres, constituée de laves rattachés à la Fournaise, culmine à 1605 m et s'abaisse brusquement au nord-est sur l'hémicycle de la Plaine des Palmistes. Le cône grossier que forme l'île s'élève d'abord en pente très faible (2 °), puis douce et régulière (7-11 °). Le relief est extrêmement tourmenté, découpé par trois cirques et d'importantes vallées lui donnant un profil très accidenté. Les flancs externes sont découpés par de nombreuses entailles profondes ou *ravines* isolant de grands panneaux ou *planèzes* à forme triangulaire, pointe vers le haut, ou formant d'étroites lanières (Raunet, 1991).

Le versant sous le vent, d'intérêt majeur pour la présente étude, montre une différenciation liée au climat et à l'altitude d'un matelas de cendres récentes (15 000 à 40 000 ans) qui a recouvert la majeure partie des formations antérieures. On distingue un gradient altitudinal d'andosols ou de sols à caractère andique, riches en minéraux amorphes, rendant la matière organique peu minéralisable et induisant une désaturation (Perret, 1993) : sols bruns andiques de 350 à 500 m, andosols peu désaturés de 500 à 600 m, andosols désaturés non perhydratés de 600 à 1100 m, andosols désaturés perhydratés de 1100 à 1600 m, andosols désaturés podzoliques de 1600 à 1800 m, puis andosols vitriques humiques au-delà de 1800 m (Raunet, 1991). Ces andosols, caractéristiques des régions volcaniques humides, sont notamment caractérisés par une très faible pénétration racinaire de l'horizon B, et une carence en phosphore disponible (Brouwers, 1982 ; Perret, 1993).

1.2. Principales données du climat

Située juste au-dessus du tropique du Capricorne, La Réunion bénéficie d'un climat tropical rythmé par l'alternance d'une saison chaude et humide (décembre à avril) et d'une saison plus fraîche et plus sèche (mai à novembre). Cependant, les caractéristiques d'un vrai climat tropical sont modifiées par l'influence des vents marins (les alizés) et le relief accusé. Les régions d'altitude moyenne connaissent un climat assez doux permettant la croissance de nombreux végétaux des zones tempérées. Entre 800 et 1900 m d'altitude, les nuages sont présents de 10 h à 17 h pratiquement toute l'année (Raunet, 1991).

a. Les précipitations

Dans l'ensemble, la pluviométrie est élevée. Les alizés soufflant d'est-sud-est sont arrêtés par le relief et déchargent leur humidité principalement sur les versants « au vent » et en altitude. La limite entre les régions au vent et sous le vent coïncide grossièrement avec l'isohyète 2000 mm. Sur le versant au vent, les maxima peuvent régulièrement dépasser 9000 mm/an dans les Hauts de Sainte-Rose, le record enregistré étant de 15.000 mm en 1982 (Raunet, 1991). Moins arrosé car abrité des vents par l'écran montagneux, le versant occidental présente des paysages moins luxuriants, en particulier en basses altitudes où la pluviométrie annuelle descend à 500 mm/an au Port (Raunet, 1991). Sur cette façade au vent, on peut distinguer trois régimes pluviométriques principaux. Les *pluies d'alizés*, vidées en grande partie de leur humidité sur les versants au vent, sont inférieures à 500 mm sur l'année. Elles tombent de décembre à mai avec un pic principal en avril et augmentent avec l'altitude jusqu'à un maximum situé vers 1400-1500 m. Les *pluies de perturbations tropicales*, toujours plus abondantes et plus intenses que les pluies d'alizés et pouvant dépasser 1000 mm/an, tombent de décembre à mars. Enfin, les *pluies de perturbations de sud* représentant un apport important pouvant atteindre 500 mm annuels et se manifestent essentiellement en saison sèche où, dans la partie située sous le vent, leur apport dépasse celui des pluies d'alizés.

b. Les températures

Les températures et leurs variations à la Réunion sont gouvernées par la position assez basse de l'île en latitude, sa faible taille, l'influence océanique et un gradient altitudinal élevé. La région sous le vent est légèrement plus chaude de 1 à 2 °C. que la région au vent. Le gradient thermique moyen est de 0°65 pour 100 mètres de dénivellation. On y distingue 7 zones thermométriques selon la température moyenne annuelle : ZT₁ (0-50 m, 21-29 °C.), ZT₂ (50-300 m, 19-29 °C.), ZT₃ (300-600 m, 16-24 °C.), ZT₄ (600-900 m, 14-22 °C.), ZT₅ (900-1350 m, 12-20 °C.), ZT₆ (1350-2000 m, 10-18 °C.) et ZT₇ (plus de 2000 m, 8-15 °C.). Les amplitudes moyennes annuelles sont de 5° 1 C. quelle que soit l'altitude. La moyenne des *minima* absolus au sol descend en dessous de 0° C. à partir de 1500 m d'altitude, d'abord en août dès 1500 m, puis de juin à octobre au-dessus de 1800 m, enfin toute l'année au-delà de 2300 m (Raunet, 1991).

2. LE PEUPLEMENT NATUREL

2.1. Composition de la flore indigène

a. Approche biogéographique du peuplement végétal

Dès l'émergence de Maurice il y a seulement 8 millions d'années, le peuplement végétal des îles Mascareignes s'est constitué à partir de semences apportées depuis les terres continentales. Ces apports ont été assurés par les courants marins, les cyclones et les comportements migratoires des

oiseaux marins. La presque totalité des genres de fougères des Mascareignes et 70 % des genres de plantes à fleurs viennent très certainement de l'ouest de l'île (Madagascar et Afrique), et dans une moindre mesure de l'Est (sud-est asiatique, Indonésie, Australie) (Cadet, 1980). D'autres sont cosmopolites. D'autres encore, en plus petit nombre, ont pour proches parents des plantes vivant entre le Pacifique et l'océan Indien. Ayant reçu un même stock de semences fondatrices, les trois îles des Mascareignes présentent un fonds floristique commun et constituent donc une même unité biogéographique.

Cadet distingue six grands groupes floristiques des Mascareignes définis par leur répartition géographique dans le monde, parmi lesquelles 70 % des genres proviennent de Madagascar et d'Afrique (Cadet, 1980):

- un groupe malgache formé de genres représentés uniquement à Madagascar et dans les Mascareignes (ex : *Mimusops*, *Nastus*, *Sideroxylon*) ;
- un groupe afro-malgache comprenant des genres présents aussi à Madagascar et en Afrique où ils sont fortement représentés ; ces genres peuvent exister ailleurs (Asie, Indonésie, Amérique Tropicale) mais ils ont avec les Mascareignes des affinités bien établies (ex : *Polyscias*, *Pittosporum*, *Psychotria*) ;
- un groupe cosmopolite-afro-malgache rassemblant des genres répandus dans l'ensemble des pays tropicaux et tempérés mais dont les espèces présentes dans les Mascareignes se retrouvent en Afrique ou à Madagascar (ex : *Agrostis*, *Carex*, *Festuca*, *Poa*) ;
- un groupe cosmopolite indo-pacifique comportant des genres cosmopolites se rencontrant dans les îles de l'océan Indien, voire même dans les îles du Pacifique ; leur dispersion est liée aux courants marins (*Tournefortia*, *Canavalia*, *Ipomaea*) ;
- un groupe oriental rassemblant des genres provenant du Sud-Est asiatique (Indonésie, Australie) et disposant pour la plupart de moyens de dispersion par voie maritime (*Astelia*, *Ochrosia*, *Terminalia*) ;
- un groupe de genres endémiques (*Forgesia*, *Acanthophoenix*, *Ruizia*).

b. Endémisme de la flore

Certaines de ces espèces ont évolué en espèces nouvelles, endémiques des Mascareignes (environ 500 plantes à fleurs). Les Mascareignes étant des îles géologiquement très jeunes (Maurice, la plus âgée des îles, n'a que 10 millions d'années), le niveau d'endémisme n'a pas dépassé celui du genre (Cadet, 1980). En se limitant aux seuls Phanérogames, l'endémisme au niveau des espèces est élevé. Pour l'ensemble des Mascareignes, le pourcentage varie entre 55 et 65 % selon l'appréciation de l'endémicité des espèces. Sur les 486 espèces endémiques des Mascareignes, 150 sont propres à Maurice, 160 à La Réunion et 40 à l'île Rodrigue.

C'est l'abondance de cette flore endémique qui fait le grand intérêt biologique de la flore des Mascareignes, et plus particulièrement de La Réunion qui demeure l'île la mieux préservée des Mascareignes au plan de sa végétation primaire. En outre, la flore indigène de l'archipel est riche relativement à sa superficie. Elle comprend en effet entre 700 et 800 espèces de plantes à fleurs dont plus d'une centaine d'orchidées. On y relève de nombreuses familles typiquement tropicales (ex : Ebénacées, Mélastomatacées, Monimiacées, Palmiers, Pandanacées, Sapindacées, Sapotacées). La notion d'originalité (nombre de taxons endémiques rapporté à la surface) a été reprise par Thomasson pour comparer entre elles une quarantaine d'îles ou d'archipels (Thomasson, 1999). Le modèle de répartition de la richesse en espèces endémiques en fonction de la surface montre que La Réunion se trouve dans la norme de ce modèle (Figure 1.6). Cependant, la médiane de l'originalité spécifique fournie par le jeu de données de Thomasson est de 0.039, pour une valeur de 0.064 pour La Réunion. Son originalité spécifique reste donc un fait remarquable probablement lié à son isolement et son altitude.

Figure 1.6. Répartition de la richesse en espèces endémiques en fonction de la taille de l'île (d'après Thomasson, 1999).

Le graphique, établi à partir d'un échantillon de 40 îles ou archipels, montre une assez bonne relation linéaire entre les deux variables. La Réunion est particulièrement bien ajustée par la droite de régression correspondante.

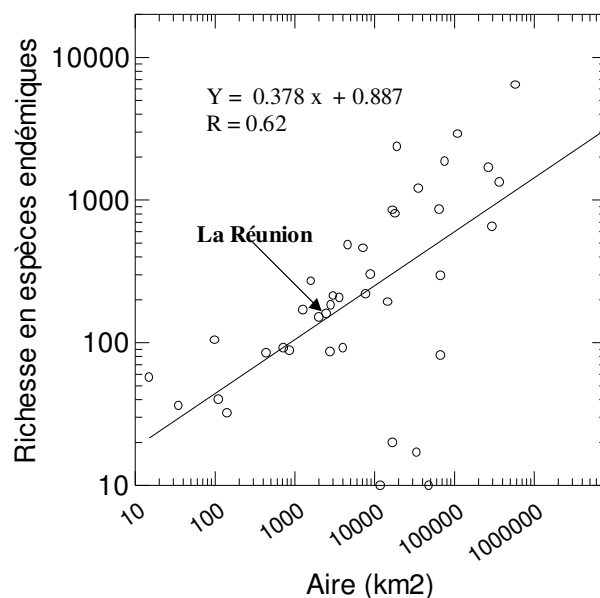
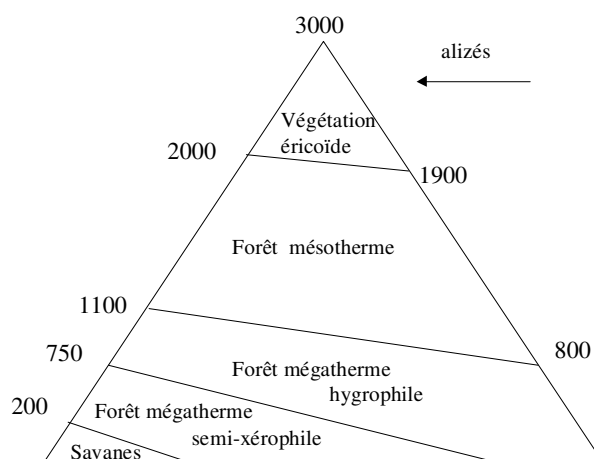


Figure 1.7. Etagement de la végétation à La Réunion (d'après Cadet, 1980).



La variabilité climatique mais, surtout, un gradient thermique important confèrent à La Réunion un paysage végétal très hétérogène depuis la forêt tropicale jusqu'à la prairie de type alpin (Cadet, 1980). La végétation est zonée grossièrement en ceintures sub-circulaires, s'étagant en fonction de l'altitude et de l'exposition (Raunet, 1991) (*Figure 1.7.*). Le déficit hydrique élevé repousse la forêt humide vers 200-300 m sur la côte sous le vent. La zone côtière était à l'origine une savane arborée. Suit la végétation semi-sèche. C'est au-delà qu'apparaissent les formations qui intéressent plus particulièrement cette étude. Leur intérêt biologique est d'autant plus grand qu'elles n'apparaissent pas à Maurice, qui culmine à 800 m.

2.2. La végétation mésotherme hygrophile

a. Traits généraux

Dans le couvert végétal actuel, la végétation hygrophile de moyenne altitude est la mieux conservée parmi les différents grands ensembles de végétation présents avant l'installation de l'homme. Ceci est lié d'une part au fait que cette série de végétation a échappé aux défrichements des grandes cultures industrielles (café, canne à sucre). Développée sur des espaces souvent très pentus et à des altitudes ne convenant pas aux grandes cultures tropicales sur les versants les plus arrosés où elle a été par conséquent bien préservée, cette formation a cependant souffert à l'ouest et au sud d'intenses défrichements avec la culture du géranium (*Pelargonium sp.*). Cadet (1980) considérait d'autre part que la dégradation due à l'envahissement de plantes exotiques y était moins importante qu'en basse altitude, mais cela ne semble plus être le cas aujourd'hui, face notamment à l'extension du Longose (*Hedychium gardnerianum*), du Galifon (*Strobilanthes anisophyllum*) et du Fuchsia de Magellan (*Fuchsia magellanica*).

L'aire écologique de la forêt mésotherme hygrophile est, sur les versants sous le vent, située entre 1000-1100 et 1600-1900 m d'altitude selon leur orientation, pour laisser la place à la végétation éricoïde altimontaine à plus haute altitude. La pluviométrie assez faible (moins de deux mètres par an) est compensée par une évapotranspiration moindre en raison de la présence quotidienne de nuages dans l'après-midi et des brouillards fréquents. L'humidité est telle que lichens et mousses forment un manchon autour des branches des arbres. Cette formation végétale est à peu près deux fois moins diversifiée que la forêt hygrophile mégatherme (18 espèces en moyenne contre une trentaine pour la forêt humide de basse altitude dans des placettes de 400 m²) (Cadet, 1980). Dans la zone de cette étude, deux faciès principaux sont rencontrés : la forêt de bois de couleurs des Hauts, et la forêt de Tamarins des Hauts.

b. La forêt de bois de couleurs des Hauts

Cette forêt hygrophile montagnarde est marquée par une strate arborée moins haute (7-10 m) que celle des bois de couleurs des Bas, passant progressivement à une strate arbustive peu dense. Les arbres ont fréquemment un aspect sénile avec des branches pauvrement feuillées et couvertes d'épiphytes. La strate herbacée se confond parfois elle-même avec les épiphytes qui revêtent les troncs jusqu'au sol. Cette forêt abrite des essences également présentes dans la forêt de basse altitude, mais elles y sont moins dynamiques, fréquemment réduites à l'état d'arbustes. C'est le cas de *Nuxia verticillata* (Bois maigre), *Molinaea alternifolia* (Tan Georges), *Doratoxylon apetalum* (Bois de gaulettes), *Antirrhoea verticillata* (Bois d'Osto) ou *Aploia theiformis* (Change écorce). Les espèces caractéristiques de la forêt dite des *bois de couleurs des Hauts* montrent au contraire une plus grande vitalité, comme en témoignent diverses espèces de *Dombeya* (Mahot), d'*Euodia* (Bois de catafaille) ou de *Monimia* (Bois mapou), ainsi que *Eugenia buxifolia* (Bois de nèfles). Un trait physiologique majeur est l'abondance des fougères arborescentes, notamment représentées par trois espèces de *Cyathea*.

c. *La forêt de Tamarins des Hauts*

La forêt de Tamarins des Hauts (*Acacia heterophylla*) ou tamarinaie constitue un milieu de référence particulièrement intéressant pour cette étude dans la mesure où elle résulte de la colonisation de milieux ouverts par un acacia dont l'origine phyllogénétique est attribuée à *Acacia melanoxylon* (Coulaud *et al.*, 1995), espèce dont l'aire d'origine recoupe en grande partie celle *A. mearnsii*.

La tamarinaie est essentiellement présente sur les planèzes récentes entre 1400 et 1900 m, disparaissant des zones les plus arrosées où les précipitations excèdent 6 m (Michon, 1998). Sur les massifs géologiquement plus anciens, elle est remplacée par la forêt de bois de couleurs des Hauts qui semblerait constituer le stade d'évolution ultime de la tamarinaie (Cadet, 1980). C'est une formation pionnière, envahissant par le bas les zones d'altitude faiblement couvertes de végétation, concurremment avec les espèces éricoïdes (Raunet, 1991). Seul acacia indigène des Mascareignes (Polhill, 1990), son introduction à La Réunion serait d'origine assez récente, entre 40 000 (Miguet, 1980) et 300 000 ans (Cadet, 1980). Il reste très proche d'*Acacia melanoxylon* dont il est un tétraploïde (Coulaud *et al.*, 1995) et qui, comme *A. mearnsii*, est indigène de l'Etat de Victoria et des Nouvelles Galles du Sud en Australie (Boland *et al.*, 1984). Dans la partie sous le vent, la tamarinaie forme une bande quasi ininterrompue entre 1500 et 1800 m d'altitude, entre le rempart de la Rivière des Galets au nord et le rempart de Cilaos au sud. Actuellement, la tamarinaie naturelle couvre environ 4000 ha, pour 1500 ha de tamarinaie cultivée (forêts des Bénards et de Bélouve) (Michon, 1998). Les Hauts de l'Ouest abritent quant à eux environ 1100 ha de tamarinaie (Michon, 1998).

A l'état naturel, la tamarinaie se présente principalement sous trois faciès principaux (Cadet, 1980 ; Michon, 1998). L

- La forêt à Tamarin et Calumet (*Nastus borbonicus*), bambou endémique caractéristique de la formation ;
- l'*avoune*, formation où le Tamarin est clairsemé dans une végétation plus basse à base d'éricacées du genre *Philippia* ;
- la forêt à Tamarin et bois de couleurs, mélange intime de Tamarins avec les espèces de la forêt hygrophile de montagne.

d. *Dynamique des formations à A. heterophylla*

A la différence des deux premiers, ce dernier faciès semblerait constituer une étape vers le retour à la forêt mésotherme hygrophile. La régénération du Tamarin des Hauts s'établit dans des conditions particulières : on n'observe jamais de jeunes plants dans les formations fermées. Les graines, présentes parfois en grande quantité dans la couche d'humus brut, ont une longévité qui dépasse 25 ans (Cadet, 1980). Après défrichement ou incendie, un tapis de plantules apparaît alors au sol. Néanmoins, les facteurs de levée de la dormance ne sont pas clairement déterminés.

Fondamentalement pionnier, le Tamarin des Hauts est présent jusque dans les fourrés éricoïdes d'altitude ainsi que sur des coulées de lave récente (Cadet, 1980). Ne pouvant se régénérer dans un couvert fermé, il finit par disparaître ou ne plus exister que sous l'aspect de très vieux arbres, à moins que le feu ne lui assure à nouveau un environnement ouvert favorable à sa germination. Si la fréquence des feux devient élevée, ce qui peut être le cas dans la zone située sous le vent, le Calumet (*Nastus borbonicus*), également pionnier, est alors associé au Tamarin. Ce caractère pionnier du Tamarin est à ce point marqué qu'on peut se demander si dans certaines situations de mélanges entre cette espèce et des bois de couleurs, on assiste bien à un retour à la forêt mésotherme, et non pas plutôt à une invasion par taches qui pourrait s'opérer à la faveur de chablis, tout comme on peut l'observer avec *A. mearnsii*.

e. *La végétation des hautes altitudes*

Au-dessus de 1900-2000 m dans la région sous le vent, les formations forestières laissent la place à une végétation d'arbustes éricoïdes d'aspect assez uniforme en raison de la dominance d'une espèce de bruyère : *Philippia montana*. C'est la série de végétation la mieux préservée de l'île puisqu'elle correspond aujourd'hui à 60 % environ de sa surface d'origine (Strasberg, 1995). Dans la zone de transition avec la forêt hygrophile, ces fourrés sont très denses, avec une strate riche en fougères développée sur une épaisse couche d'humus brut. Elle est alors localement appelée voune ou *avoune*. La strate supérieure de la végétation éricoïde altimontaine est dominée par quelques arbustes : *Philippia montana* (Branle vert) ; *Stoebe passerinoides* (Branle blanc), *Senecio hubertia* (Ambaville) et *Phyllia nitida* (également nommé Ambaville). La strate inférieure est composée d'arbrisseaux pour la plupart endémiques. Vers les régions sommitales (Grand Bénard, Piton des Neiges), la végétation s'appauvrit en une lande altimontaine clairsemée où des touffes de graminées exotiques côtoient des fourrés à *Stoebe passerinoides*.

2.3. Le peuplement animal indigène

A l'image de la végétation, vents et courants marins ont contribué à la constitution de la faune réunionnaise. Ainsi purent se multiplier des lézards, une tortue, trois chauve-souris et deux roussettes (Probst, 1997). Les oiseaux vinrent plus nombreux. Les lignes qui suivent fournissent quelques indications de base sur cette avifaune que nous avons utilisée comme indicateur de biodiversité.

a. *L'avifaune*

Les oiseaux terrestres indigènes ont en général évolué dans le sens d'une plus grande ubiquité par rapport à leur souche, caractérisée par un régime alimentaire plus varié et un habitat plus diversifié. Le Tec-tec (*Saxicola tectes*) par exemple, originellement inféodé aux milieux ouverts, couvre maintenant à la fois la niche des tarriers, du rouge-gorge et des gobes-mouches et a fait des milieux boisés son habitat d'élection. De même, le volume de la ponte s'est réduit, avec une moyenne par exemple de 2 à 3 œufs pour le Papangue (*Circus maillardi*) alors que la souche malgache pond 3 à 5 œufs (Barré, 1983). La disparition du comportement de crainte à l'égard des prédateurs, autre trait majeur d'un peuplement ayant colonisé une île océanique vraie, fut fatale à de nombreuses espèces dès que l'homme débarqua sur l'île.

Ainsi, les récits enthousiastes des premiers voyageurs confèrent à l'île fraîchement explorée une réputation d'Eden. Les anciennes descriptions de la flore, des tortues et des oiseaux témoignent de la richesse de la nature originelle de Bourbon. Mais marins et colons ont puisé sans compter dans cette manne, tout en introduisant porcs, chiens et rats qui ont eu vraisemblablement un impact considérable sur le milieu naturel (Gruchet, 1977). Dès 1667, deux ans seulement après que furent débarqués les tout premiers colons, le navigateur François Martin fait état de premiers massacres sur la faune indigène (Barré *et al.*, 1996). C'est dans la première moitié du 18^{ème} siècle que la majorité des espèces d'oiseaux se sont éteintes, par suite de la chasse mais également des grands défrichements liés à la culture du café (Barré *et al.*, 1996). L'avifaune terrestre indigène était représentée par plus de 30 espèces, dont 14 ont survécu à la colonisation humaine. Aujourd'hui, deux sont particulièrement en danger du fait de leur rareté et de leur aire de nidification réduite, un passereau le Tuit Tuit (*Coracina newtoni*) et le Pétrel Noir de la Réunion (*Pterodroma aterrima*). On dénombre aujourd'hui 21 espèces d'oiseaux indigènes, dont six endémiques, tandis qu'au moins 21 autres espèces indigènes, dont au moins 14 endémiques, ont aujourd'hui disparu (Probst, 1997).

b. Autres vertébrés

La faune mammalienne réunionnaise est pauvre. Seules deux espèces de microchiroptères indigènes ont survécu à l'homme (Moutou, 1983). Tous les autres mammifères ont été introduits : tenrec (*Tenrec ecaudatus*), rat (*Rattus rattus* et *R. norvegicus*), souris (*Mus musculus*), chat (*Felis catus*), cerf (*Cervus timorensis rusa*). Parmi les reptiles figurent deux lézards verts endémiques et le scinque de Bojer (Probst, 1997), récemment redécouvert.

3. UNE ILE COLONISEE PAR L'HOMME

De nombreux visages de l'île ont été façonnés par une histoire récente. Les éléments qui suivent et s'y rattachent sont tirés de divers ouvrages ou articles portant sur l'histoire de La Réunion (Anonyme, 1950; Brasseul, 1999; Catteau et Catteau, 1999; Cheke, 1987; DAF REUNION, 1995; De Villèle, 1896; Defos du Rau, 1960; Dequaire, 1984; Henriette, 1983; Hibon, 1953; Koenig, 1922; Kopp, 1934; Loughon, 1977; Ozoux, 1916; Pescay, 1997; Vaxelaire, 1995).

Pour de pas alourdir le texte et s'agissant d'éléments connus, nous avons opté pour cette partie historique de ne pas mentionner la source de chaque élément. Seule la partie portant spécifiquement sur l'utilisation de *A. mearnsii*, qui porte cette fois sur des éléments beaucoup moins connus, est accompagnée de références bibliographiques. Tous ces éléments permettent de bien comprendre comment ont évolué les paysages et, avec eux, la composition des assemblages d'espèces. En particulier, l'aire géographique actuelle de *A. mearnsii* est bien le produit d'une histoire dont nous allons maintenant, de manière peut-être un peu longue mais cependant nécessaire au regard du sujet traité, retracer les étapes les plus éclairantes par rapport à ce travail qui se rattache pour partie à la dynamique de l'agriculture réunionnaise.

3.1. Les grandes étapes de la valorisation agricole de l'île

a. De la colonisation à l'effondrement de la caféiculture

L'île de La Réunion est connue dès le Moyen-Age par les navigateurs arabes qui la baptisent Dina Morgabin (l'île de l'Ouest). Les Mascareignes sont redécouvertes par l'Occident entre 1500 et 1520, et le premier débarquement portugais se situerait entre 1528 et 1538. Hollandais et Anglais y font également escale au début du 17^{ème} siècle. En 1638, la France prend possession de l'île, qui reste encore nommée Mascareigne. En 1646, douze mutins sont abandonnés sur l'île, puis récupérés en 1649 : leurs récits suscitent un enthousiasme pour Mascareigne, qui devient Bourbon et le restera jusqu'en 1793. En 1654, seize hommes sont à nouveau débarqués, mais rembarqués quatre ans plus tard. Ce n'est qu'en 1665 que les tout premiers colons s'installent sur l'île. La colonisation française est en marche et se précipite en 1675 par la perte de Fort-Dauphin repris par les Magaches, différant ainsi de deux siècles la colonisation de Madagascar. En 1700, l'île compte alors 730 personnes.

Dès 1701, sous l'impulsion du Gouverneur De Villers, Bourbon ravitaille les navires grâce au développement des productions agricoles. En 1735, l'île compte déjà plus de 8200 personnes, dont 6500 Noirs. Cette même année, La Bourdonnais est nommé gouverneur général des îles de France (Maurice) et de Bourbon. Il laisse en 1740 des îles considérablement développées après avoir renforcé la traite des esclaves. En 1761, la France perd Pondichéry et tous ses espoirs placés en Inde : la Compagnie des Indes est en cessation de paiement. Bourbon se développe alors grâce à la caféiculture et est déjà peuplée en 1765 de 22 500 personnes, dont 18 000 Noirs. En 1806 et 1807, des cyclones détruisent les récoltes, puis l'île est prise par les Anglais en 1810, avant d'être rétrocédée en 1814, l'économie défaite. La canne commence à rencontrer un grand succès.

b. Une économie et une société fondées sur la plantation de la canne

Se constitue alors un tissu social et une économie dont la société d'aujourd'hui conserve les grands traits. La canne connaît une rapide expansion. En 1817, de premières machines à vapeur broient les cannes. En 1831, la traite des esclaves, abolie officiellement par la France en 1793, est définitivement abandonnée. Certains engagent alors sous contrat des travailleurs libres, au nombre de 120.000, venant de Pondichéry, Calcutta ou Singapour, dont 30.000 s'installent définitivement. De 1830 à 1880, d'énormes progrès techniques sont réalisés : les usines de canne se mécanisent et la production de sucre monte en flèche. Saint-Denis s'embourgeoise cependant que relégués dans les Hauts, des milliers de *Petits Blancs*, descendants sans terre des grandes propriétés morcelées et voués à la clochardisation, vivent dans la misère. En 1840, La Réunion compte 103.000 habitants, dont 62.000 esclaves. Le 20 décembre 1948, les esclaves sont enfin affranchis, puis livrés à eux-mêmes. Aussi, en 1870, il ne restera pas la moitié des esclaves affranchis de 1848, décimés par les épidémies et la sous-alimentation. Mais la concurrence de la betterave en Europe, l'apparition du *borer* dévastateur de la canne, les épidémies, les cyclones et la guerre de 1870 provoquent l'effondrement de l'économie réunionnaise. Les regards se tournent alors de plus en plus vers les Hauts.

c. La conquête des Hauts

Hormis l'installation d'esclaves marrons dès 1733 dans les différents Cirques de l'île, c'est à la veille de la Révolution que la faillite de la Compagnie des Indes (1764) puis la concurrence d'Haïti et des Antilles pour la caféiculture provoquent un premier mouvement de colonisation des Hauts. Alors que se développe à partir de 1815 l'économie sucrière qui repose encore aujourd'hui sur l'utilisation des meilleurs terroirs, les Hauts deviennent l'exutoire d'une crise sociale latente et deviennent un lieu de redéploiement des cultures vivrières et de l'élevage. Ainsi, l'attribution de concessions dans les Hauts se poursuit dès 1830 avec les Cirques de Salazie et Cilaos, puis à partir de 1848, date de l'abolition de l'esclavage, dans la Plaine des Palmistes et la Plaine des Cafres. Une route est aménagée à partir de 1856 par le Gouverneur Hubert Delisle le long de la cote 700 m. En 1860, à l'apogée de la canne qui occupe alors 62.000 ha, la forêt qui jadis couvrait toute l'île, à l'exception d'une frange littorale du versant occidental, est déjà repoussée au-dessus de 900 m dans les Hauts de Saint-Paul. La bande comprise entre 700 et 900 m est alors consacrée aux cultures vivrières. Par un Règlement Forestier de 1874, une ligne domaniale est tracée vers 1600 m d'altitude en moyenne et les défrichements sont réglementés de part et d'autre de cette ligne.

3.2. L'épopée du géranium

a. La conjonction de trois événements déterminants

Lorsque l'économie de la canne s'effondre dans les années 1880 à la suite d'une convergence de facteurs défavorables (apparition du *borer* en 1857, cyclones dévastateurs de 1863, concurrence de Cuba et de la betterave sucrière), et que le Gouvernement se détache de l'île pour s'intéresser à la conquête de Madagascar, l'île connaît alors un marasme tel que jusqu'en 1920, les naissances ne combleront pas les décès. La concentration foncière liée à la crise sucrière et les grandes épidémies de paludisme et de choléra encouragent alors une migration vers les Hauts. L'indispensable fixation de ces populations dans les campagnes conduit alors à imaginer des solutions agricoles originales comme l'élevage du ver à soie, la production de fruits ou la plantation de plantes à parfum. C'est dans ce contexte que la conjonction de trois événements va déterminer pendant plus d'un semi-siècle l'avenir des Hauts.

- Le premier élément relève de l'innovation technique. Un grand propriétaire, Boisjoly Pottier, découvre en 1888 un procédé aisé de distillation du géranium, culture parfaitement appropriée au contexte des Hauts puisqu'il fournit un produit de faible volume, aisément transportable en l'absence même de routes, distillable sur place à proximité d'espaces forestiers fournissant le bois nécessaire à la *cuite*, et se vendant très cher dans une situation commerciale particulièrement favorable. Pressentant sans doute les risques d'inorganisation du marché et de perte de contrôle de l'écoulement de la marchandise par les grands propriétaires, des tentatives sont rapidement esquissées d'en revenir à des installations de distillation davantage centralisées, mais elles échouent rapidement.
- Le deuxième élément relève de la spécificité du système foncier des Hauts de La Réunion. La main d'œuvre des grands propriétaires se raréfiant dès lors que l'Angleterre bloque en 1882 l'immigration indienne, les grands propriétaires n'ont d'autre alternative pour mettre en valeur leurs propriétés que de promouvoir le système du colonage partiaire, système propre à La Réunion et à son histoire coloniale : le domaine est alors partagé en parcelles correspondant aux capacités moyennes d'une cellule familiale et les lots sont confiés à des colons qui, conservant 1/3 de la production, n'ont cependant et à l'inverse d'un classique métayage, aucune liberté quant au pilotage de l'exploitation.
- Le troisième élément est quant à lui inhérent aux marchés mondiaux. En effet, dès 1880, les écorces de *Acacia decurrens* (ancien nom de *A. mearnsii*) sont exportées en Angleterre, puis en Europe centrale à partir d'Afrique du Sud. A partir de 1887, une diminution nette des ressources en tannins en Europe, en relation notamment avec la maladie de l'encre du châtaignier, entraîne une flambée des cours. La Chambre de Commerce et d'Industrie de La Réunion, alors en quête d'alternatives à la canne, fait immédiatement introduire des semences d'Australie. Utilisée à cet effet de manière très marginale, cette plante demeurera néanmoins la seule légumineuse à croissance rapide susceptible de fournir du bois : le moment venu, elle s'imposera comme seul choix possible pour entreprendre l'assolement incontournable du géranium.

b. L'essor du géranium

La forêt des Hauts de Saint-Pierre est alors rapidement défrichée pour développer la culture du géranium dont l'essence est exportée dès 1896. En 1910, La Réunion devient le plus gros producteur mondial d'essence de géranium. Dès lors, les propriétaires de canne de Saint-Paul font appel aux bûcherons du Tampon pour défricher les Hauts de leurs propriétés. Le mouvement se poursuit à l'Entre-Deux, à l'Etang-Salé, au Tévelave, pour atteindre Saint-Leu et Trois-Bassins dès 1919. En 1916, plus de 30 000 ha sont déjà défrichés. Une deuxième vague évolue vers le nord, au Guillaume et à Dos-d'Ane, pour se poursuivre jusqu'aux Hauts de Sainte-Marie, atteignant une altitude maximum vers 1924.

La forêt est repoussée jusqu'à 1400 m, parfois davantage comme à la Chaloupe Saint-Leu où cette limite atteint 1700 m, alors que l'optimum écologique du géranium se situe à 1000 m où le rendement est le meilleur. La production globale reste donc faible et la limite supérieure de la culture fluctue avec le cours de l'essence, causant ainsi l'abandon régulier des parcelles défrichées sur le front de défrichement. En 1925, le cours étant très favorable, 10.000 ha sont cultivés en géranium pour une production de 125 t qui ne sera plus jamais atteinte par la suite. La ville du Tampon se détache la même année de Saint-Pierre dont elle n'était alors qu'une extension.

c. Crises du géranium et récession de l'agriculture : un contexte favorable à l'émergence de nombreuses friches agricoles

Commence alors une série de crises qui vont bouleverser les dynamiques d'occupation agricole des Hauts. Une première récession se manifeste entre 1925 et 1935, en liaison avec la reprise de la canne,

la crise de 1929, le cyclone de 1932 et sans doute l'assèchement des sources qui chassent la population nombreuse installée dans les Hauts de Saint-Paul et de Saint-Leu. La seconde guerre mondiale, puis l'inorganisation de la production déclenchent de nouvelles séries de crises. En 1950, année où l'exportation n'atteint pas 45 t, les cultures de géranium abandonnées à la friche avoisinent 1000 ha. En septembre, les prix flambent et les surfaces en géranium passent alors de 6000 ha à près de 20 000 ha en 1951, faisant vivre près de 50 000 personnes sur l'île, pour redescendre quelques années plus tard à environ 5000 ha. Après une reprise passagère puis un nouveau record en 1961 générant immédiatement une surproduction, avec 158 t exportées la même année¹, la production chute à nouveau brutalement pour, malgré une reprise en 1968, ne cesser ensuite de diminuer.

Des tentatives d'organisation de la profession sont entreprises, avec la création de deux coopératives et deux syndicats de producteurs en 1961 et 1962, dont seule la Coopérative Agricole des Huiles Essentielles de Bourbon (CAHEB) survivra. Dès 1962, on parle de 3000 ha à reconvertir. En 1965, le stock d'invendus atteint encore 300 t. Une prime à l'arrachage et à la reconversion est financée par les services publics et des quotas sont fixés. Les surfaces sont replantées en canne dans les parties basses et le géranium ne dépasse plus guère la ligne des 900-1000 m. Dans les Hauts de Trois Bassins, les terres abandonnées en altitude sont peu à peu récupérées par l'élevage. Parallèlement, la canne reprend de l'ampleur puisqu'elle représente 80 % des emplois agricoles en 1967 pour 55 % en 1961.

En 1968, une certaine relance est opérée par la CAHEB qui vient de réduire son stock de 283 t à 38 t. Mais en 1973, une nouvelle récession s'engage et en l'espace de trois ans, 1500 ha de géranium sont abandonnés. Après une brève relance en 1977 (1000 ha replantés), puis en 1984 (1285 ha replantés), la culture du géranium décroît au cours des années 1980, passant de 2700 ha en 1981 à 1150 ha en 1988, pour atteindre moins de 800 ha en 1998. Les 6000 planteurs de 1962 ne sont plus que 1400 en 1988, et moins de 500 en 1999. La production agricole devient marginale en valeur monétaire par rapport aux autres secteurs de l'économie, mais reste stratégique pour le maintien d'un statut et de certains avantages en nature.

Mais la suppression des critères d'activité pour l'obtention des allocations familiales puis l'instauration du RMI en 1989 amènent alors une main d'œuvre peu qualifiée et louée à bas prix par les grandes exploitations à se détourner du secteur agricole. L'agriculture, qui occupait la moitié des actifs en 1950, 30 % en 1976, n'en occupe plus qu'à peine 8 % aujourd'hui, au profit des activités tertiaires qui occupent en 1999 les trois quarts de la population active. De 1981 à 1999, 47 % des exploitations agricoles disparaissent et dans la même période, la partie de la surface agricole utilisée (SAU) placée en colonage passe de 25 % en 1981 à 6 % en 1997. Parallèlement, La Réunion reste la région française enregistrant le taux de chômage le plus élevé, en forte augmentation depuis 1982 et atteignant 37,7 % début 1998 : 58 % des jeunes de moins de 25 ans sont au chômage cette même année. Le RMI, qui s'étend au quart de la population active réunionnaise, met de fait en évidence les niveaux trop faibles de rémunération du travail agricole. Ces trente dernières années, la part de l'agriculture dans l'emploi est passée de 30 % à moins de 8 %.

d. L'utilisation de A. mearnsii dans le cycle de culture du géranium : de la jachère au début de l'invasion

Les services agronomiques de l'île ont très tôt préconisé des assolements recourant à des légumineuses herbacées, face à la chute de fertilité rapidement constatée (Miège, 1916). Introduit comme plante à tannins, *Acacia mearnsii* n'est guère planté avant les années 1930. On remarque par exemple que J. Goffard, envoyé à La Réunion en novembre 1920 par le Gouvernement Français pour envisager les potentialités de développer sur l'île une production de tannins, ne mentionne pas dans son rapport une quelconque production d'écorces d'acacias sur place (Goffard, 1923). Sur l'annonce de vente de plants du Jardin Botanique Colonial de 1923, aucun acacia n'est davantage mentionné (Anonyme, 1923). De

¹ Cette valeur correspond au tonnage exporté en recourant aux stocks et non à la seule production annuelle, qui reste bien inférieure aux 125 tonnes de 1925, comme mentionné plus haut.

même, lorsqu'en 1934, des plants sont tenus à disposition des agriculteurs par la Chambre d'Agriculture de la Réunion, beaucoup d'espèces sont présentées (pins, eucalyptus, fruitiers), mais aucun acacia ne figure sur la liste (Anonyme, 1934). La consultation d'archives et les précisions d'anciens grands propriétaires conduisent à penser que c'est très certainement l'agronome Kopp, basé dans le sud à Saint-Pierre, qui est à l'origine de l'assolement avec *A. mearnsii*. En 1934, Kopp s'est en effet déjà intéressé à cette espèce, y voyant la possibilité d'obtenir « *un profit venant du bois, du tanin et des produits que l'on en retirerait de plantations forestières d'acacias* » (Kopp, 1934). La loi forestière de 1941 réglementant les défrichements, et dont il est plausible qu'elle ait généré une pénurie de bois pour les producteurs de géranium, constitue probablement un facteur déclenchant de la plantation d'*A. mearnsii* en assolement à la culture du géranium. Parallèlement, pendant la guerre, alors que l'île doit compter sur ses propres ressources, des tanneries se développent, fournissant un nouveau débouché à l'acacia. D'après les témoignages que nous avons recueillis, il en subsistait au moins quatre à la fin des années 1940 : une à Saint-Denis, deux à la Rivière Saint-Louis et une quatrième à Saint-Pierre.

C'est probablement sur la base de ce nouveau marché qu'en 1947, Kopp conseille le recours à la jachère arborée en acacias (Defos du Rau, 1960). Sans doute ce recours a-t-il été déjà expérimenté par de grands propriétaires. J. Lounnon, grand propriétaire des Hauts de Saint-Paul rapporte qu'il a ainsi fait planter 400.000 arbres sur sa propriété entre la guerre et 1960, entre 800 et 1200 m d'altitude (Lounnon, 1977). En 1950, un rapport de la Direction des Services Agricoles précise qu'aucun assolement n'est pratiqué « *sauf sur le territoire de la commune du Tampon et ça et là chez quelques propriétaires* » (Anonyme, 1950). C'est effectivement à partir de cette année que l'assolement en *A. mearnsii* est mentionné dans des rapports (Hibon, 1953; Mariotti, 1951). A cette même période, les Services des Eaux et Forêts plantent également des acacias, notamment sur les pitons, sur les sites où la régénération du Tamarin a échoué, ou dans le but d'améliorer les sols avant la plantation de Cryptomérias. C'est avec leur aide que les plants sont produits, un courrier daté du 26 mai 1959 de l'Ingénieur Forestier du Tampon attestant que des propriétaires ont effectué des plantations d'*A. mearnsii* cette même année au Tévelave, à Piton Rouge et à la Chaloupe Saint-Leu. Des plantations sont également entreprises par les propriétaires qui sèment des semences dans des sillons qu'ils recouvrent de paille avant d'y mettre le feu.

En 1961, la naturalisation de l'acacia est déjà assurée puisque un procès verbal dressé par les Eaux et Forêts décrit une parcelle bordant la Ravine Laforge entre 850 et 1200 m d'altitude, qui présente « *quelques taches d'acacia semés naturellement* ». Au-delà de cette dispersion dans l'espace, les semences très longévives (Sherry, 1971) de cet acacia restent alors dans le sol, donnant lieu à l'émergence de peuplements très denses dès que la régénération n'est plus contrôlée par le sarclage.

e. Dynamique des friches agricoles à partir de 1965

Jusqu'en 1965, les grandes exploitations augmentent encore leurs surfaces et les placent en colonat. La crise du géranium et la loi sur les cumuls modifient alors le comportement des propriétaires fonciers qui vont libérer une partie de leurs terres exploitées en colonat. Le colon ne tourne plus sur l'exploitation et lors de son changement de statut en fermier ou petit propriétaire, les surfaces disponibles, trop petites, ne permettent plus la rotation avec l'acacia. On entre alors dans une logique où grandes propriétés en friches se côtoient avec un nombre élevé de petites propriétés en quête de terres. Ainsi, en 1997, la SAU de 70 à 75 % des exploitations réunionnaises se situe entre 5 et 7 ha, tandis que 10 à 15 % restent en dessous de la norme de 5 ha, principalement dans la zone de l'ex-géranium. Dans les Hauts de l'ouest notamment, 41 % des exploitations ont moins de 1 ha en 1989. C'est dans ce contexte que de 1966 à 1996 à la faveur de la réforme foncière, la SAFER rétrocède plus 30 500 ha auprès d'environ 3400 agriculteurs.

Le géranium n'en reste pas moins associé au colonage puisqu'en 1981, 60 % des terres cultivées en géranium sont placées sous ce régime foncier. A partir de 1985 est alors appliquée la procédure de « *mise en valeur des terres incultes, laissées à l'abandon et insuffisamment exploitées* », conduisant à

la remise en valeur par leurs propriétaires (en faire valoir direct ou en fermage), ou bien à la conclusion de baux emphytéotiques avec la SAFER.

Au fil de la crise, la production du géranium se déplace vers l'ouest qui fournit 58.2 % de la production en 1975, puis 81.8 % en 1983, et 87.5 % en 1990. Cette régression de la culture du géranium dans le sud est liée à l'urbanisation, aux maladies (anthracnose), mais surtout au développement de l'élevage et du maraîchage dans un milieu où l'eau ne fait pas défaut, à la faveur du Plan d'Aménagement des Hauts. Face au déséquilibre dangereux représenté par une société meurtrie par la crise du géranium, en proie à l'exode rural et observant avec amertume le développement des Bas avec la départementalisation de 1946, et dans le but particulier de faire face à l'enfrichement des terres, un Programme Prioritaire d'Initiative Régionale (1976), puis un Programme d'Aménagement des Hauts (1978) sont mis en place. Les friches sont alors en partie converties en pâtures qui couvrent 3400 ha en 1981, 4200 ha en 1986, 9000 ha en 1992, puis 9800 en 1998. Ce processus se réalise au profit d'une réussite technique indéniable de la production de viande bovine et de lait, de la satisfaction du marché local et de l'amélioration de l'image de marque des éleveurs, éléments qui laissent néanmoins amers les producteurs de géranium.

Aujourd'hui, de nombreux points opposent les Hauts de l'Ouest à ceux du Sud. La région occidentale est marquée par le manque d'eau, des pentes fortes, des ravines qui structurent le paysage en lanières et isolent les villages les uns des autres. Depuis la crise du géranium, c'est une région demeurée en difficulté. Les structures foncières sont marquées par l'importance du colonat : en 1987, 67 % des exploitants de l'ouest sont restés des colons partiels. Le revenu agricole moyen y est inférieur au SMIC. La région du Sud est plus équilibrée et mieux dotée. L'essentiel du relief est constitué d'un vaste plan incliné cultivable. La diversification des cultures y est largement pratiquée. Cette région est en tête des résultats agro-économiques, le revenu agricole moyen dépassant 1,5 fois le SMIC.

3.3. Une histoire donnant lieu à une forte pression d'introduction de plantes

Les îles, autrefois lieux de ravitaillement lors des grandes navigations et donc situées sur d'importants axes d'échanges, dotées en outre d'une végétation souvent inconnue et donc peu valorisée autrement que par la production de bois, ont donné lieu à de nombreuses introductions. Les grands jardins botaniques créés au 18^{ème} siècle sur les continents comme sur les îles ont largement contribué à développer une véritable culture de l'introduction (Cronk et Fuller, 1995). Une telle pression d'introduction, illustrée ici par l'histoire des introductions de plantes à La Réunion, augmente nécessairement les risques d'invasion (Simberloff, 1989).

a. Le grenier à vivres du 16^{ème} au 18^{ème} siècle

A leur arrivée au milieu du 16^{ème} siècle, les premiers navigateurs portugais foulant le sol réunionnais n'y trouvent aucune plante convenant à leurs besoins alimentaires (Le Bellec et Renard, 1997). Les usages médicaux de la flore indigène ne seront quant à eux découverts qu'au fil des siècles. La colonisation de l'île, a-t-on vu plus haut, commence en 1645 sous l'impulsion de la Compagnie des Indes Orientales qui a pour but de coloniser Madagascar et toutes les îles baignées par l'océan Indien. Or, la création de jardins d'acclimatation est une des activités de la Compagnie. Très rapidement, un jardin d'acclimatation aujourd'hui disparu est créé dans le quartier de la Rivière Saint-Denis, avant d'être déplacé entre 1767 et 1777 au lieu de l'actuel Jardin de l'Etat. Avec la collaboration de Joseph Hubert, l'intendant Pierre Poivre, créateur en 1736 du Jardin d'acclimatation des Pamplemousses à Maurice, y favorise l'introduction depuis Maurice de nombreuses plantes, notamment des arbres à épices en faveur de la diversification des cultures (Dequaire, 1984).

L'île a alors pour mission d'approvisionner les bateaux de commerce en vivres (maïs, blé, haricots, lentilles, arachide), tabac et rhum. A la veille de la Révolution, on y produit certes du café du haute réputation, mais également du blé, du riz et du maïs, assurant ainsi le rôle de « grenier des îles ». Le jardin d'acclimatation est alors essentiellement cultivé en arbres fruitiers, légumineuses, tubercules et

autres plantes utiles, notamment à usage médicinal. Face à une culture très consommatrice de main d'oeuvre, la Compagnie autorise en 1733 la traite des esclaves à partir de Madagascar, d'Inde et d'Afrique, privilégiant la diversité des origines pour éviter la formation d'un noyau ethnique trop important, dangereux pour la minorité blanche. Dès cette période se confrontent des cultures d'origines très diverses qui donnent lieu à des courants d'introduction tout aussi variés (Cadet, 1980). Les différentes communautés représentées susciteront notamment l'introduction de plantes à forte valeur culturelle. Commence alors la prospérité de l'île Bourbon, qui s'amplifie jusqu'à la faillite de la Compagnie des Indes en 1764 et la concurrence d'Haïti et des Antilles pour la caféiculture.

b. La grande vague d'introduction du 19^{ème} siècle

Avec la prospérité de l'île qui se tourne vers la canne à sucre au début du 19^{ème} siècle, le Jardin du Roi étend son importance et s'intéresse aux plantes ornementales. En 1811 et 1812, Charles Telfair, Secrétaire général du Gouvernement général des deux îles de Maurice et de la Réunion, introduit lui-même de nombreuses plantes ornementales (Trouette, 1998). Puis en 1817 débarque sur l'île Nicolas Bréon, jardinier botaniste qui, depuis le Jardin des Plantes de Paris et différentes terres de l'océan Indien, introduit plusieurs centaines de plantes (Dequaire, 1984). Comme ses successeurs, il s'appuie sur les voyages des uns et des autres pour procéder à de nouvelles introductions. Richard, qui lui succède de 1831 à 1863, assisté de son gendre M. Bernier, introduit quant à lui plus de 3000 espèces différentes, notamment d'Inde et de Madagascar. En 1856, le catalogue du Jardin de la Réunion, épais de plus d'une centaine de pages, est déjà couvert de noms de plantes à fonction ornementale (Richard, 1856). En 1865, le jardin est confié à la Société Coloniale d'Acclimatation, puis au Muséum d'Histoire Naturelle de Paris, la direction étant assurée par Julien Potier, puis à M. Neveu qui poursuivent les introductions (Neveu, 1894). Il serait bien difficile d'imaginer comment le Jardin de l'Etat pouvait accueillir autant de plantes si l'on omettait le fait que les grandes propriétés de l'île servaient également de relais. Préoccupé par le déboisement des forêts de l'île, de Chateaufort introduit ainsi dès les années 1860 des graines d'eucalyptus qu'il fait semer dans son domaine ou qu'il distribue gratuitement dans tout l'île. En 1867, il cultive un peu moins de 30 espèces différentes d'eucalyptus (Trouette, 1898), de sorte qu'en 1871, sa propriété n'abrite pas moins de 40.000 eucalyptus dont certains sont encore visibles aujourd'hui.

Face à la crise de la canne des années 1860 à 1880 et du désintéressement de la France à l'égard de Bourbon suite à la conquête de Madagascar en 1885, la diversification des cultures est à nouveau recherchée en faveur de plantes notamment cultivables dans les Hauts. De nombreuses plantes à parfum comme le Champac (*Michelia champaca*) ou le Niaouli (*Melaleuca leucodendron*) sont introduites à cette période de l'histoire réunionnaise (Trouette, 1898).

c. La facilitation des transports et la mondialisation des échanges dans la seconde moitié du 20^{ème} siècle

Après la deuxième guerre mondiale, les introductions deviennent considérablement facilitées par le développement des moyens de transports et ne sont plus confiées à un nombre restreint d'organismes publics. Sociétés et entreprises privées procèdent à un nombre considérable de nouvelles introductions, dans la limite théorique de la réglementation phytosanitaire. Nombre des introductions sont d'origine privée et se poursuivent aujourd'hui. Les pépiniéristes, qui se partagent aujourd'hui une quarantaine d'entreprises différentes, ont depuis longtemps pris le relais des jardins d'acclimatation.

Encadré 1. Evolution des introductions de plantes.

La Réunion bénéficie de données historiques fiables qui permettent d'examiner l'évolution des effectifs de plantes ligneuses fruitières et forestières introduites avec le temps et avec l'accroissement de la population. Des ouvrages de référence, mais également des archives de journaux ainsi que d'anciens rapports sont consultables aux Archives Départementales de Saint-Denis ainsi qu'au fonds spécial de la Bibliothèque Municipale de Saint-Denis (Bréon, 1820; Neveu, 1894; Richard, 1856; Trouette, 1898) (Vaxelaire, 1995) (Le Bellec et Renard, 1997) (Belon, 1999).

L'analyse de ces données montre une forte corrélation (*Figure 1.8.*) entre le nombre de plantes ligneuses fruitières et forestières introduites et l'effectif de la population réunionnaise ($r = 0.879$, $p < 0.001$). Ceci est cohérent avec l'hypothèse de certains auteurs selon laquelle la pression d'introduction est l'une des raisons principales pour lesquelles les îles sont davantage exposées aux invasions de plantes que les espaces continentaux (Cronk et Fuller, 1995; Simberloff, 1989; Williamson, 1996). L'évolution du nombre d'introductions avec le temps suggère en effet l'existence d'un lien de cause à effet entre le nombre d'espèces introduites et la taille de la population humaine réunionnaise. Ceci peut donc s'interpréter de manière probabiliste comme un flux général d'introductions de plus en plus grand au fur et à mesure que la population s'accroît. Mais cela correspond également à des vagues d'introductions liées à des transformations économiques majeures. Le nombre d'espèces considérées croît selon une sigmoïde avec le temps (*Figure 1.9.*), avec des accélérations dont les causes ont été explicitées plus haut, dans le corps du texte.

Figure 1.8. Evolution du nombre cumulé d'essences fruitières et forestières introduites à La Réunion avec la taille de la population (d'après Tassin et Cazanove, à paraître).

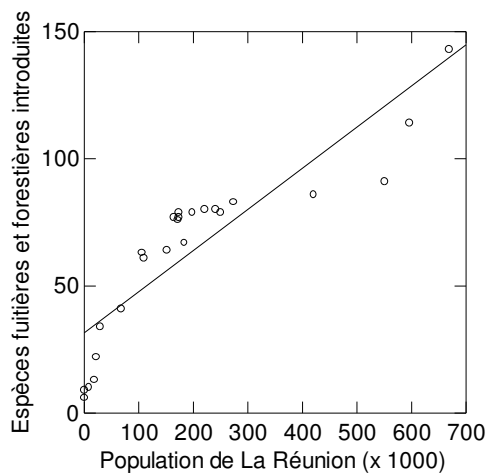
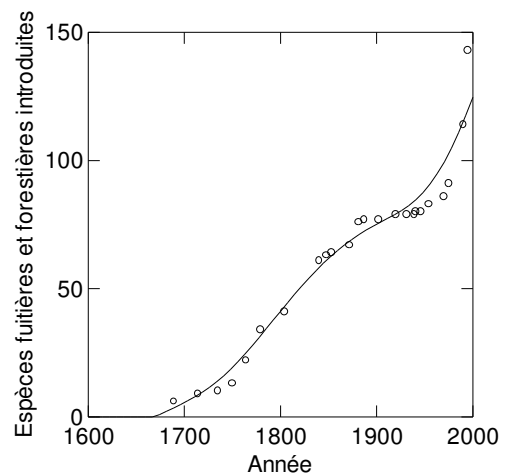


Figure 1.9. Evolution du nombre cumulé d'essences fruitières et forestières introduites à La Réunion en fonction de temps (d'après Tassin et Cazanove, à paraître).



C. DEMARCHE UTILISEE, DISPOSITIF DE RECHERCHE ET TRAITEMENTS STATISTIQUES

1. FORMALISATION DES CHOIX THEORIQUES

1.1. L'invasion vue comme un processus hiérarchique

a. *Justification*

A notre connaissance, il n'existe pas dans la littérature de schéma complet d'analyse de l'invasion d'une plante en milieu rural s'appuyant sur le cadre théorique de la hiérarchie de l'organisation du vivant. L'itinéraire d'analyse ci-dessous proposé s'attache à décrire une invasion selon différents niveaux d'organisation. Les changements de niveaux d'organisation sont marqués par des ruptures dans les mécanismes d'invasion. Il aurait été peut-être plus rigoureux de distinguer ce qui relève de la biologie de l'espèce étudiée, des milieux envahis et de l'histoire de ces derniers. Ces trois composantes agissant en simultanément, il m'a cependant paru préférable d'opter pour une solution mixte intégrant ces trois types d'éléments. C'est sur la base de ce schéma que découlent les choix à opérer pour la mise en œuvre du dispositif d'étude.

b. *L'organisation hiérarchique de l'invasion comme base du plan d'étude de l'invasion d'une friche agricole*

Graine : L'entité correspondante au niveau d'organisation le plus bas dans l'ensemble du processus d'invasion est la graine. Deux processus particuliers peuvent être étudiés à ce niveau : la germination, qui fait suite à la levée de dormance. Les particularités de ces deux processus conditionnent, dans un contexte de compétition entre plantes, le succès de la colonisation dans ses toutes premières étapes. A ce premier niveau se manifeste une première variabilité des processus étudiés, en relation notamment avec la taille des semences dont on sait qu'elles conditionnent la germination (Lavorel, 2000). Un niveau d'organisation immédiatement supérieur est évidemment constitué par le fruit, au sein duquel on peut déceler une variabilité dans la maturation des graines (Baskin et Baskin, 2001).

Plante : Le niveau d'organisation suivant est la plante, dont l'élément structural de base est le bourgeon, mais que l'on peut considérer néanmoins comme une entité, les bourgeons oeuvrant ensemble au service de la même plante (Hallé, 1999). Le processus étudié est le développement de la plante, et notamment l'ensemble des processus conduisant à la production de semences. Un niveau intermédiaire est le rameau dont la croissance reste en partie indépendante de la croissance des autres rameaux, l'ensemble des rameaux au sein d'un même arbre présentant en outre une variabilité phénologique.

Tache d'invasion : Le niveau d'organisation supérieur est la tache d'invasion. Elle est le lieu de colonisation d'une perturbation locale par une communauté d'organismes. La perturbation peut être antérieure à la colonisation (cas de la mise en culture puis de l'abandon) ou se manifester au cours de la colonisation (cas des chablis). La tache d'invasion est également lieu de formation et d'évolution d'une banque de graines dans le sol. La forme de la tache relève de niveaux d'organisation

	<p>supérieurs (situation agricole, région géographique) dont résulte la structure foncière locale et la structure du paysage. Pour cette même espèce, la tache d'invasion correspond à une parcelle agricole ou à une partie de la parcelle présentant des caractères spécifiques (ex : la partie la moins pâturable d'une pâture). Les taches d'invasion peuvent se grouper de façon plus ou moins continue, se présentant parfois sous la forme de bois dont l'âge est le plus souvent homogène parce que lié à un abandon synchrone de la culture.</p>
Unité de paysage agricole :	<p>Un niveau plus englobant est l'unité de paysage agricole, fruit supposé d'une même histoire dont dépend la présence de la plante étudiée, au terme de processus de dispersion, de régimes de perturbation des banques de semences du sol, de formation ou de récupération des friches. C'est également à ce niveau que se noue le déclenchement de l'invasion qui peut résulter d'un changement de pratiques (ex : régression ou abandon d'une culture), un événement climatique (ex : sécheresse) et une série de perturbations majeures (ex : feux, terrassements). La transformation d'un type de paysage peut se lire sous l'angle des perturbations pilotées par l'homme, qui ont présidé à cette évolution. Ainsi, une trajectoire de paysages peut répondre à une succession de perturbations, favorable ou non à l'invasion étudiée. Enfin, le paysage intervient comme élément structurant des patrons spatiaux de la distribution des taches dans l'espace.</p>
Région géographique :	<p>La région, au sens géographique du terme, que l'on peut délimiter par des paramètres de température et de pluviométrie, est le lieu d'expression de contraintes globales d'environnement. C'est à ce niveau que peut commencer à s'envisager la variabilité phénologique de la plante dans la production et la dispersion de propagules. C'est aussi à ce niveau que se jouent les modifications de pratiques ou les évolutions foncières qui vont influencer la dynamique locale de l'invasion.</p>
Ile (ou entité biogéographique) :	<p>L'île, en l'occurrence l'île de La Réunion, constitue l'unité biogéographique de base pour laquelle les concepts d'introduction, de naturalisation et d'invasion prennent un sens selon les connotations habituelles (Williamson, 1996). C'est également à l'échelle de l'île que se manifestent les grands traits du paysage, l'étendue des gradients environnementaux, les principes généraux d'organisation du foncier, l'articulation de l'histoire des terroirs, et c'est donc à ce niveau que s'identifient les patrons régionaux d'invasion. Plus généralement, il s'agit du niveau d'organisation le plus pertinent pour appréhender la plante au niveau de l'espèce.</p>
Espace d'échanges économiques :	<p>L'île elle-même constitue une entité économique soumise aux échanges internationaux qui conditionnent non seulement les régimes d'introductions, mais également l'évolution des situations agraires, et donc des régimes de perturbations anthropiques et des formes de mise en valeur des terroirs. De cette mise en valeur dépendent naturellement les patrons régionaux d'invasion.</p>

1.2. Conséquences méthodologiques sur le choix d'échelles d'analyse

a. Echelles spatiales d'observation

L'organisation hiérarchique de l'invasion invite à examiner les différentes composantes du processus selon une gamme d'échelles respectives qui paraît la mieux appropriée. Chaque échelle donne lieu à un sondage organisé sous forme de plan d'échantillonnage.

Niveau d'organisation	Echelle spatiale	Commentaires
Graine	< 10 mm ²	La graine, qui constitue le plus petit niveau d'organisation de l'invasion, représente également la plus faible échelle d'observation qui correspond à l'examen de sa germination. Pour être plus juste, l'observation la plus fine correspond dans la pratique et dans la plupart des cas à la boîte de Pétri au sein de laquelle on compte régulièrement le nombre de germinations au sein d'un lot de graines. Cependant, un test de germination qui prend en compte la taille des graines suppose d'avoir mesuré chacune d'elle, qui devient alors effectivement la plus petite unité d'observation.
Etat de surface au sol	0.1 – 1 m ²	L'état de surface au sol conditionne sa perméabilité à l'eau et sa conductance en en chaleur, composantes majeures de la germination. Mais il est possible de traduire la variabilité des états de surface en gradients de paramètres environnementaux intervenant dans la germination et, pour ce faire, opérer en enceinte de germination qui devient alors virtuellement l'échelle spatiale la plus petite.
Tache d'invasion	10 m ² – 100 m ²	Pour <i>A. mearnsii</i> , la tache d'invasion correspond <i>sensu stricto</i> à la présence d'arbres épars ou de très petits bouquets d'arbres dans des lieux de colonisation. Les taches liées à la germination d'un stock de semences dans le sol correspondent à des taches de colonisation puisque l'on n'est plus alors en situation de première intrusion spatiale de l'espèce. La tache d'invasion ou de colonisation est repérable sur photos aériennes au 1/25.000 ^e , mais plus difficilement au 1/50.000 ^e . Par commodité de langage, on confondra dans la suite du texte les deux types de tache. La tache d'invasion peut s'étudier <i>in situ</i> via un ensemble de placettes dont la surface élémentaire est de quelques mètres carré.
Groupe de taches	0.1 – 3 ha	Les groupes de tache présentent bien entendu une variabilité de taille importante. Certains groupes apparaissent sous forme d'une seule tache ou d'un bois. Un groupe de taches peut correspondre à un même âge des arbres, mais aussi à une situation topographique particulière à une parcelle donnée. Etant donné la nature profondément dynamique de l'invasion, il paraît toutefois préférable de grouper les taches d'abord par âge, et ensuite seulement en fonction de divers éléments.
Paysage	D'une dizaine à quelques centaines d'hectares	Le paysage est envisagé ici sous l'angle des faciès de répartition des taches et des groupes de taches d'invasion dans le paysage. Par commodité lorsque l'étude se réalise à partir de photos aériennes, l'échantillon de base est une maille ou un ensemble de mailles recouvrant plusieurs centaines d'hectares.
Région	Plusieurs milliers d'hectares	De la même manière, les régions peuvent être appréhendées à partir de documents cartographiques sous la forme de zones. Ces zones correspondent à une lecture de l'espace sommairement divisé sur des critères simples, par exemple un ensemble de bandes de photos aériennes.

Territoire	Plusieurs dizaines de milliers d'hectares ou davantage	Le territoire correspond à l'échelle la plus englobante de l'invasion. L'approche du territoire s'opère par articulation des informations recueillies dans chaque zone et interprétées à la lumière de paramètres intervenant selon un grain très grossier comme les paramètres climatiques.
------------	--	--

b. Echelles de temps

De la même manière, les niveaux d'organisation du processus d'invasion renvoient à une gamme d'échelles de temps qu'il s'agit d'appréhender en tant que telles mais également d'investiguer sur la base d'un échantillonnage. Dans la pratique, le temps n'étant pas compressible, l'étude synchronique de l'ensemble de l'invasion est difficilement envisageable. Aussi les possibilités de recourir à une investigation diachronique de tout ou partie de l'invasion sont-elles particulièrement intéressantes.

Processus	Echelle de temps	Commentaires
Délai de germination	Quelques jours	Le délai de germination représente l'un des éléments les plus courts de l'ensemble du processus d'invasion. Ce délai reste variable selon les conditions de milieu, l'état de la graine qui est ou non en dormance, mais également de sa taille (Baskin et Baskin, 2001). C'est également ce qui donne lieu aux durées d'observation les plus courtes (de un à deux mois).
Floraison et fructification	Année	L'année est l'unité de base d'appréhension des phénomènes liés au déroulement des saisons et facteurs climatiques qui les sous-tendent. C'est l'unité de base des études phénologiques des plantes pérennes. Etudier la variabilité interannuelle des cycles phénologiques suppose bien évidemment de répéter les observations sur plusieurs années.
Maturation de la plante	Quelques années	La durée de la phase juvénile d'une plante constitue un trait de vie important en écologie des invasions ou plus généralement de la colonisation des perturbations (Noble, 1989). Cette durée se mesure en années pour les plantes pérennes.
Vie de l'arbre	Quelques dizaines d'années	La durée de vie de l'arbre conditionne pour partie la dynamique des taches qui s'opère au sein d'un bois. C'est de cet élément que dépend la dynamique des chablis naturels donnant lieu à la formation d'une mosaïque végétale.
Changements agricoles	Quelques années à quelques dizaines d'années	En milieu rural, la durée de vie des situations agricoles conditionne la rémanence ou au contraire la modification des paysages, dont dépendent les dynamiques de végétation et en particulier d'invasion. A La Réunion, certaines situations agricoles comme la ceinture cannière sont très peu changeantes. A l'inverse, la bande altitudinale située en haut de la route Hubert Delisle présente des faciès agricoles très changeants. La durée des situations agricoles et les changements peuvent s'apprécier de manière relativement grossière par l'analyse diachronique de photos aériennes.

c. Conséquences sur le choix d'indicateurs de biodiversité

L'importance de la pertinence du choix d'indicateurs de biodiversité apparaît maintenant autant en termes d'investigation de la variabilité spatiale de cette biodiversité que de prise en compte de fluctuations dans le temps. Il est en effet important de choisir un indicateur qui rende compte du processus étudié à la même échelle spatiale ou temporelle selon laquelle le processus est étudié :

- les oiseaux, qui rendent compte de la structure spatiale et des changements à une échelle large mais variable d'une espèce à l'autre ;
- les plantes à fleurs, qui rendent compte des conditions de stations et de leur évolution, à une échelle beaucoup plus fine, également variable d'une espèce à l'autre.

La justification du choix de ces bio-indicateurs est présentée plus loin dans le texte, en tant qu'éléments du dispositif de recherche que nous allons maintenant présenter.

2. DISPOSITIF DE RECHERCHE

2.1. Un dispositif intégrant plusieurs niveaux d'organisation de l'invasion et de son impact sur la biodiversité

Conformément à l'approche poursuivie, le dispositif de recherche prévoit de recourir à plusieurs niveaux d'organisation (*Figure 1.10*). A chaque niveau d'organisation correspond un ensemble de processus qui déterminent l'organisation du dispositif complet d'étude. Ces processus sont étudiés à des échelles d'espace et de temps de plus en plus élevées au fur et à mesure que l'on s'approche des niveaux d'organisation les plus englobants. Parallèlement, ils se manifestent selon un rythme de plus en plus lent qui va également peser sur la conception du dispositif d'étude.

a. Au niveau de la graine

Les mécanismes de colonisation sont d'abord abordés sous l'angle de l'écologie de la germination, qui s'étudie dans un pas de temps de quelques semaines seulement. Les graines sont collectées au sein de gousses prélevées sur des arbres présents dans la zone de fréquence maximale de l'acacia, aux alentours de 1000 m d'altitude. Les lots de graines sont réparties en sous-lots de 25 graines qui représentent des répétitions de chaque traitement. La germination est assurée en boîtes de Pétri dans une chambre d'incubation à 24 °C. et soumise à une alternance jour/nuit égale à 12 h/12 h.

b. Au niveau de la gousse

Le fruit constitue un niveau rarement abordé de manière fine, tant par exemple au plan de la variabilité morphologique et parfois fonctionnelle des graines qu'il renferme qu'à celui des mécanismes qui président à l'ouverture lorsqu'il s'agit d'un fruit déhiscent. Pour la présente étude, les gousses sont également prélevées au sein de boisements situés vers 1000 m d'altitude, sauf s'il s'agit d'étudier un effet de l'altitude. Pour évaluer la variation du nombre de graines par gousse en fonction de l'altitude, des prélèvements sont réalisés à diverses altitudes.

c. Au niveau de l'arbre

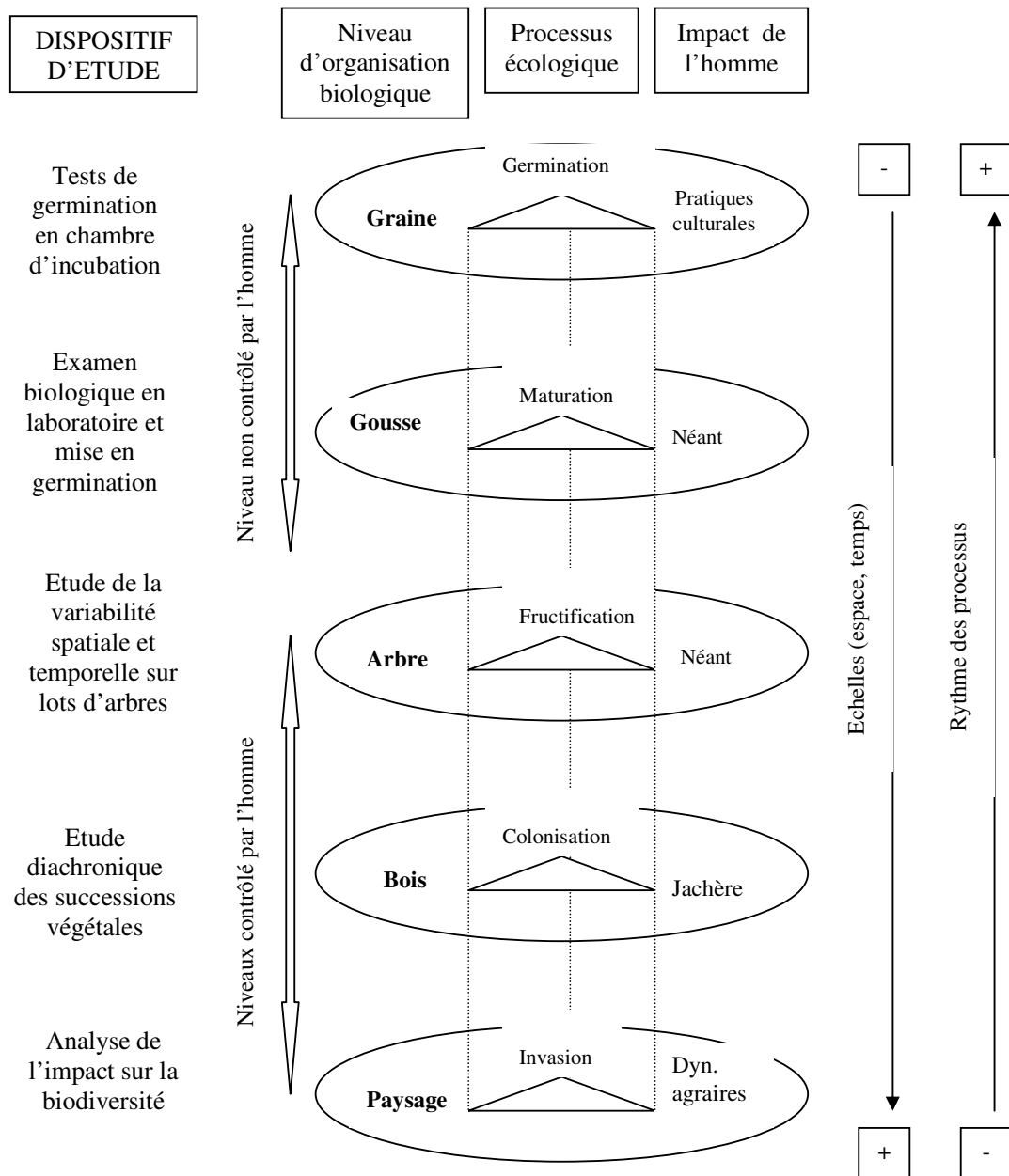
L'arbre est approché sous l'angle de sa phénologie, en étudiant la variabilité liée à l'altitude. Trois niveaux d'altitude ont été retenus : niveau inférieur, intermédiaire et supérieur. Le niveau inférieur correspond aux altitudes les plus basses où *A. mearnsii* est rencontré, c'est-à-dire dans la région de Saint-Pierre, et inversement pour les altitudes les plus hautes. Dans ce dernier cas, au regard des risques que représente l'extension de *A. mearnsii* à l'égard de la végétation éricoïde d'altitude, deux sites ont été retenues : un sur le massif de la Fournaise et un sur celui du Piton des Neiges. L'échelle de temps retenue pour le suivi phénologique des arbres est de deux années complètes, et est imposée par les disponibilités en temps au cours d'une thèse.

d. Au niveau du boisement d'acacia

Ce niveau concerne l'étude de la végétation prise comme indicateur de biodiversité correspondant, telle qu'elle évolue avec l'âge de la colonisation d'une ancienne terre agricole par *A. mearnsii*. Le choix des boisements est établi selon une stratification du milieu, notamment en fonction de l'âge des bois qui peut aller d'une année à peine à plus de 50 ans. L'étude est de type diachronique et correspond donc à un seul relevé par boisement. Une différenciation des placettes de relevés apparaît au sein du boisement le long d'un transect allant d'une lisière à l'autre.

Figure 1.10. Organisation de l'étude en fonction des niveaux d'organisation biologique et des processus biologiques correspondants en présence (adapté de Balent et Stafford-Smith, 1993).

Le rôle de l'homme dans la dynamique de l'invasion est présenté sur la droite du schéma. Non présenté en tant que tel dans le dispositif d'étude, ce rôle est abordé en discussion, s'agissant tant des effets actuels que des possibilités de lutte qui s'offrent aux différents niveaux considérés.



e. Au niveau des unités de paysages

Pour ce niveau d'organisation, on distingue deux situations qui correspondent à deux sous-niveaux différents.

- L'impact de la colonisation des friches sur les paysages ruraux, envisagé en recourant à l'avifaune comme indicateur de biodiversité à ce niveau d'organisation, est évalué en étudiant des unités de milieux qui recouvrent plusieurs types de recouvrement des sols. Sur ce point, la description des unités de milieu est relativement fine, puisqu'elle porte sur une gamme étendue de formes d'occupation des sols, renseignées par une surface.
- La dynamique de l'acacia est quant à elle appréciée en recourant à l'étude diachronique de mailles qui peuvent regrouper plusieurs boisements et se rattachent à une gamme plus large de types de recouvrement des sols : canne, plantes sarclées, pâtures et boisements d'acacias. Ces types de recouvrement, qui ne couvrent pas l'exhaustivité des types d'occupation des sols sont notés en classes de densité. Ils renseignent donc moins la composition du milieu que précédemment. Les relevés portent sur un pas de temps proche d'une cinquantaine d'années.

2.2. Positionnement de l'étude dans les infrastructures rattachées à la thèse

a. Au sein du CIRAD-Forêt

La thèse s'est déroulée au CIRAD-Forêt à Saint-Pierre dans le cadre d'une convention associant l'établissement à la Région-Réunion comme partenaire financier. Depuis 1997, le Programme d'études et expérimentation forestières et agroforestières mis en œuvre par cette structure comprend un volet portant sur les invasions en milieu rural. Ont été abordés à ce titre le *Dichrostachys* (*Dichrostachys cinerea*) et l'acacia des Hauts (*Acacia mearnsii*), objet de cette thèse. Depuis 2000, ce volet réservé aux invasions s'est renforcé par une série d'études sur l'impact du Longose (*Hedychium gardnerianum*) et la recherche de critères d'invasibilité des milieux forestiers.

b. Au sein de l'INRA

L'encadrement de la thèse a été réalisé par G. Balent, qui dirige l'équipe « Pratiques agricoles et forestières, organisation des paysages et problèmes d'environnement – PAGODE », au sein de l'Unité de Recherche Systèmes Agraires et Développement (URSA – UR44), au centre INRA de Toulouse. L'objectif central de cette équipe est de comprendre et de modéliser les relations qui s'établissent entre des processus écologiques, des processus techniques et des processus socio-économiques dans la gestion de ressources naturelles renouvelables. Les recherches sont conduites sur la gestion et la dynamique de la zone périphérique du Parc National des Pyrénées et des forêts fragmentées des exploitations agricoles des Coteaux du sud-ouest.

A ce titre, la biodiversité constitue l'un des objets d'étude privilégié de l'équipe. Différents processus et niveaux d'organisation ont été ainsi successivement abordés :

- la diversité avienne au niveau des paysages (Balent et Courtiade, 1992; Lauga et Joachim, 1992) ;
- la diversité avienne au niveau des taches boisées (Deconchat et Balent, 1996) et la diversité floristique au sein des prairies (Balent *et al.*, 1998; Blanfort, 1998) ;
- la diversité floristique et avienne au niveau de faciès structurels repérables au sein des taches boisées (Deconchat, 1999) ;
- la diversité faunistique au niveau des états de surface des taches boisées (Deconchat, 1999).

2.3. Le choix de bio-indicateurs

Si la notion d'indicateur biologique est certainement très ancienne, la conception de méthodologies valisant la validation d'informations reste plus contemporaine. Un bio-indicateur peut être défini comme *un paramètre biologique, qualitatif ou quantitatif (mesuré au niveau d'un individu, d'une population ou d'une communauté), susceptible d'indiquer des conditions de vie particulières qui correspondent soit à un état donné, soit à une variation naturelle, soit à une perturbation du milieu* (Lebrun, cité par Blanfort, 1998).

a. Intérêt de se situer au niveau des communautés

Les indicateurs liés aux systèmes biologiques dont plus ou moins proches des caractéristiques d'états que l'on choisit en relation avec des objectifs de gestion (Balent, 1994). Dans notre thèse, la composition des communautés d'espèces (flore, avifaune) peut s'envisager comme une caractéristique d'état à partir de laquelle est raisonnée la gestion de l'espace agricole. Dans le cadre de la gestion de la végétation prairiale à La Réunion, la composition botanique a ainsi été retenue comme une caractéristique d'état de la communauté à partir de laquelle la gestion de la ressource est raisonnée (Blanfort, 1998). Recourir à un niveau d'organisation inférieur comme celui des populations resterait difficile dans la mesure où la population d'une même espèce peut subir des réductions d'effectif ou des extinctions périodiques ou locales (Opdam *et al.*, 1993).

L'ordination de communautés le long de gradients écologiques permet de bâtir un modèle de correspondances entre communautés et milieux, qui peut accessoirement conduire à une classification des communautés, ou à l'obtention d'indices fonctionnels tels que la diversité fonctionnelle d'un relevé ou l'amplitude d'habitat d'une espèce (Chessel *et al.*, 1982). La qualité d'un tel modèle dépendant de la manière dont les espèces sont ordonnées le long des gradients, Prodon et Lebreton (1981) ont souligné la nécessité d'un échantillonnage exhaustif des types de paysages possibles où les espèces peuvent être rencontrées, de manière à obtenir une ordination d'espèces la plus fiable possible sur les gradients écologiques principaux définis *a posteriori*. C'est en effet du soin apporté à l'échantillonnage que dépend le domaine de validité du modèle et des indicateurs qui pourront éventuellement se dégager dans le cadre de son utilisation (Balent, 1994). Aussi, les communautés bio-indicatrices retenues sont envisagées le long d'un gradient altitudinal complet et à différents stades de l'invasion des espaces agricoles par *A. mearnsii*.

D'un point de vue pratique, et dans une optique de diagnostic rapide ou de gestion, l'obtention de référentiels à partir des communautés d'oiseaux ou de plantes présentes dans une gamme de milieux peut permettre de ne recourir qu'à un nombre restreint d'espèces identifiées comme les plus représentatives et indicatrices d'une situation (Balent, 1994). Une difficulté se présente alors pour les milieux qui ne présentent que des espèces généralistes, ne pouvant être utilisées comme espèces indicatrices².

b. Végétation

La végétation est souvent utilisée comme indicateur biologique dans la mesure où elle intègre de nombreuses informations concernant le milieu comme la disponibilité en eau ou en lumière et la fertilité du sol (Blandin, 1986). Elle est aussi à la base des chaînes trophiques et conditionne en grande partie l'existence de nombreuses espèces. A ce titre, elle supplante sa simple fonction de bio-

² Cette difficulté s'est par exemple manifestée dans le cadre d'un diagnostic de l'invasion du Troène (*Ligustrum robustum*) dans les massifs forestiers de La Réunion : les sites envahis par cette plante sont très fréquemment peuplés de Corbeille d'or (*Lantana camara*) (Lavergne, comm. pers.) mais il s'agit d'une espèce très plastique, présente dans de nombreux types de milieux, et ne pouvant donc pas être retenue comme indicatrice.

indicateur pour représenter une image à un instant d'observation donné de la succession qui s'établit au fil de la dynamique de colonisation.

La flore d'une placette (ou d'un bois) correspond à un pool régional d'espèces qui constitue le cortège théorique potentiel de la communauté ou de l'habitat considéré. La biodiversité exprimée dans une communauté végétale constitue donc une composante de la biodiversité totale potentielle (Balent *et al.*, 1998), filtrée par les caractéristiques du milieu qui ne laissent s'exprimer au niveau d'une placette (ou d'un bois) qu'une partie du pool d'espèces disponibles au niveau régional (Balent *et al.*, 1999).

La surface d'un bois est un bon prédicteur de sa composition floristique (Usher *et al.*, 1992). Les modes d'intervention sylvicole et notamment la modification des états de surface peuvent influencer la composition botanique d'un espace boisé (Deconchat, 1999). Mais l'isolement par rapport à des sources de propagules intervient également de façon majeure, en référence avec la colonisation possible par des espèces provenant d'autres types de milieux (Usher *et al.*, 1992). Plus généralement, une faible distance entre les bois, mais aussi l'existence de connexions (Demers *et al.*, 1995; Forman et Baudry, 1984), l'absence de barrières physiques ou la relative homogénéité de la matrice paysagère (Forman et Godron, 1986) constituent des facteurs de réduction de l'isolement structurel d'un bois.

c. L'avifaune

L'utilisation des oiseaux comme bio-indicateur au niveau des paysages tient à leur position élevée dans les chaînes trophiques, à leur sensibilité à la structure de la végétation ainsi qu'à leur facilité d'observation par des techniques standardisées (Bibby *et al.*, 1992; Blondel *et al.*, 1973). Les communautés d'oiseaux nicheurs sont utilisées du fait de leur sensibilité aux changements de structure des paysages et de valorisation des sols, et de la possibilité de les utiliser dans des études conduites sur des territoires couvrant plusieurs milliers d'hectares (Balent et Courtiade, 1992). De plus, diverses études ont montré que l'avifaune était sensible à la taille et à la morphologie des bois (Arnold, 1983; Berg, 1997; Ferguson et Drake, 1999; Forman *et al.*, 1976).

Mais la composition de l'avifaune se révèle surtout un bon indicateur de la structure de la végétation, dont elle dépend de manière déterminante, tout au moins au sein d'aires relativement réduites (Prodon et Lebreton, 1981). On observe qu'à l'exception du Merle de Bourbon qui est frugivore, les oiseaux indigènes de La Réunion exploitent peu la phytomasse vivante, qui représente l'essentiel de la biomasse d'un bois. Le potentiel nutritif du bois est donc essentiellement utilisable de manière indirecte (insectes, gastéropodes, vers, etc.). La signification d'un bois du point de vue de la composante non exclusivement frugivore ou granivore de l'avifaune réside en effet moins dans la biomasse offerte par la couverture végétale que dans sa richesse de structures, notamment l'étagement, la répartition des classes d'âge ou le mélange des essences.

A une échelle plus large, Balent et Courtiade (1992) ont fourni un modèle basé sur l'ordination réciproque des types de paysages présents dans le Sud-Ouest de la France et de communautés de passereaux le long de gradients écologiques, transformant alors une mosaïque d'unités de paysages en un continuum écologique. L'ordination des communautés des unités de paysages le long d'un ou plusieurs gradients écologiques est alors envisagée comme un outil puissant pour mesurer les changements au sein d'une matrice de paysages (Balent et Courtiade, 1992). Ce modèle reprend des indices utilisés par Prodon et Lebreton (1981) pour étudier le renouvellement d'espèces le long d'une succession allant des pelouses aux chênaies du Bassin Méditerranéen.

Une étude ponctuelle réalisée en Forêt d'Etang-Salé (Tassin et Rivière, 1998), dans la partie littorale de la côte sous le vent, avait localement confirmé l'effet des types d'occupation des sols et des types de plantation sur la composition de l'avifaune, cela indépendamment de la composition botanique. Cette étude nous avait en outre familiarisé à la reconnaissance des chants d'oiseaux.

3. ORGANISATION DES ANALYSES ET TRAITEMENTS STATISTIQUES

Rappelons ici la citation de Allen et Hoekstra placée en tête de cette thèse : *la complexité en écologie n'est pas tant une affaire de ce qui se manifeste dans la nature qu'une conséquence de la manière selon laquelle on choisit de décrire une situation écologique*. Le choix des analyses statistiques, qui justifie le développement suivant, demeure à ce titre tout à fait crucial.

3.1. La procédure expérimentale en écologie

Une procédure expérimentale consiste à extraire de l'information d'une situation confrontée à la réalité (Legay, 1993). Les erreurs, les données manquantes ou des éléments non contrôlés et temporairement rejetés dans l'aléatoire s'intègrent à l'expérimentation. C'est ce qui est à la base d'une analyse de variance, pivot de l'analyse univariée ou multivariée. L'interprétation de l'expérience peut cependant rapidement être compromise par la méconnaissance des caractéristiques du dispositif expérimental (Legay, 1993). Aussi l'analyse des données reste-t-elle à ce titre une partie de l'expérience dans la mesure où elle fait partie de l'observation écologique (Chessel, 1992). Elle procède d'échanges entre les expériences écologiques proprement dites et les méthodes statistiques au profit d'un enrichissement mutuel (Chessel, 1992).

3.2. Méthodes univariées : tests d'hypothèses utilisés

Les tests d'hypothèse sont suffisamment connus pour ne pas devoir faire l'objet d'une longue présentation. En cas de normalité du paramètre estimé, garantie par des effectifs importants, l'analyse de variance et le test de student de comparaison de deux moyennes ont été utilisés. Les relations entre variables quantitatives ont été testées par leur corrélation (coefficient de Pearson). En cas de non normalité du paramètre mesuré ou d'un effectif insuffisant, nous avons eu recours aux tests d'hypothèse non paramétriques, indépendants de la taille de l'échantillon et de la distribution de la variable aléatoire mesurée. Légèrement moins puissants que leurs équivalents paramétriques, ces tests se révèlent cependant plus robustes et plus fiables (Falissard, 1998). Ceux que nous avons utilisés sont le test de Kruskal et Wallis (KW), pour analyser la variance d'une variable quantitative entre plusieurs modalités, le test de Mann-Whitney pour comparer deux moyennes, et le coefficient de corrélation des rangs de Spearman pour tester la nullité d'une corrélation. Si les variables d'un test portent sur des échantillons de taille différente, les données sont réorganisées au sein d'un même variable regroupant les deux échantillons et indiquant l'appartenance de chaque donnée à l'un ou l'autre de ces échantillons. Ces analyses ont été effectuées sur le logiciel Systat 9 (Wilkinson, 1990).

Pour chaque test, une probabilité permet de quantifier la plausibilité de l'hypothèse nulle. Dans cette démarche, le seuil α de risque autorisé est fixé à une valeur conventionnelle (5 %, 1 %, 0.1 %) au lieu d'être, en toute rigueur et dans l'approche de Neyman et Pearson, fixé avant l'obtention des résultats. Cette démarche restant largement admise, la probabilité est soit portée dans les résultats, soit codée ($p < 0.05$: * ; $p < 0.01$: ** ; $p < 0.001$: ***). Toutefois, au simple plan statistique, il est recommandé de ne rejeter l'hypothèse nulle que si la probabilité du risque d'erreur associé reste particulièrement faible (Falissard, 1998). Au plan biologique, la part importante que peut prendre l'aléatoire dans la constitution d'un assemblage d'espèces est souvent trop importante pour ne pas suivre cette même recommandation. Sont donc considérées comme biologiquement significatives les relations ou différences qui sont affectées d'une probabilité $p < 0.001$. Enfin, lorsqu'il y a des comparaisons multiples, c'est-à-dire lorsqu'il s'agit de rechercher les variables significativement liées à une variable donnée, les probabilités sont ajustées par l'ajustement de Bonferroni pour tenir compte des combinaisons de probabilités et écarter des valeurs faussement significatives.

3.3. Apport des analyses multivariées

Les analyses multivariées permettent de décrire et d'explorer des tableaux de données portant sur la description d'objets ou d'individus par des variables ou des caractères particuliers. Largement utilisées en écologie systématique, elles sont un outil permettant d'étudier l'*organisation* du monde vivant. Nous les avons abordées à l'aide du logiciel ADE (Thioulouse *et al.*, 1997), auquel est rattaché un forum de discussion. Ces analyses relèvent de deux ensembles complémentaires.

- Les *méthodes factorielles* s'apparentent à un lissage visant à ne conserver que de l'information utile et organisée en projetant un nuage de points sur un sous-espace engendré par ses axes d'inertie principaux. La variabilité portée par les autres axes correspond à un bruit que l'on élimine pour ne conserver que la structure principale du nuage de données. La projection est visualisée sur des plans factoriels successifs. Ces analyses donnent alors lieu à l'étude de la variabilité de nuages ou de sous-nuages de points-relevés, que l'on peut chercher à relier à la variabilité d'un jeu de variables descriptives (Prodon et Lebreton, 1994). La variabilité analysée relevant d'une variabilité biologique (et/ou) mésologique mais également d'une variabilité liée à l'utilisation d'un protocole de relevés, la variabilité inhérente à ce dernier doit rester minimale. Une partie des analyses (analyses intra/inter-classes, classifications basées sur l'inertie des classes) et de des indices écologiques (amplitude d'habitat, diversité et organisation écologiques) se fondent sur la décomposition de l'inertie d'un nuage en variance-inter et variance-intra.
- Les *méthodes de classification* produisent des groupements en classes d'objets ou en familles de classes correspondant à des groupements de lignes ou de colonnes d'un tableau. Elles s'appuient sur l'utilisation d'algorithmes regroupant les éléments à décrire de la manière la moins arbitraire possible (Lebart *et al.*, 1995). Les représentations synthétiques se traduisent par des partitions des ensembles étudiés, ou bien par une hiérarchie de partitions. Dans ce dernier cas, elles se rapprochent des méthodes d'ordination.

Les tests « Fishériens », ou tests de permutation, permettent d'éprouver des hypothèses statistiques associées à ces analyses, par permutations aléatoires de l'ensemble des observations disponibles (Lebart *et al.*, 1995).

3.4. Analyses factorielles à un tableau

a. Analyse en composantes principales (ACP)

L'analyse en composantes principales est une technique de représentation des données relevant d'un tableau où les colonnes représentent des variables à valeurs numériques continues et les lignes des individus mesurés par ces variables. Lorsque l'on veut faire jouer à chaque variable un rôle équivalent dans la définition des proximités entre individus, on procède à une *analyse en composantes principales normée*. Les variables projetées sur chaque plan factoriel se positionnent sur un cercle de corrélation. Dans le cas d'un tableau de type floro-faunistique, pour lequel les variances des espèces sont généralement comparables, on utilise une ACP normée avec centrage des variables car les variables normées issues de séries avec beaucoup de zéros n'ont pas de bonnes qualités statistiques (Chessel, forum ADE). Pour dépouiller l'analyse, on procède à un examen de l'inertie de chaque facteur puis on s'intéresse aux éléments contribuant à construire et définir ces facteurs. La valeur propre (ou l'inertie liée à un facteur) est la variance des coordonnées des points-individus sur l'axe correspondant. C'est donc un indice de dispersion du nuage d'individus dans la direction définie par l'axe. Les données apparaissent davantage structurées que le nuage a une forme peu régulière et que les valeurs propres décroissent de manière irrégulière. Le pourcentage d'inertie d'un axe définit le « pouvoir explicatif » du facteur correspondant dans la mesure où il représente la part de la variance totale prise en compte par ce facteur (Lebart *et al.*, 1995). Un écueil est d'aboutir à des trivialisés, qui peuvent toutefois se déceler rapidement si l'on observe par exemple une première valeur propre se

distinguant très nettement des suivantes, comme ce peut être le cas dans l'utilisation de variables morphométriques pour lesquelles on observe alors un effet taille, les variables étant corrélées entre elles (Chessel, forum ADE.).

b. Analyse factorielle des correspondances (AFC)

L'analyse factorielle des correspondances est un mode de représentation de tableaux de contingence ou d'occurrence qui s'attache aux correspondances entre les caractères, c'est-à-dire aux valeurs relatives (De Lagarde, 1995). Elle est volontiers utilisée en écologie car elle permet d'optimiser conjointement l'ordination des espèces et des relevés ou échantillons. Cette analyse revient en effet à faire l'analyse générale d'un nuage de points pondérés dans un espace munie la métrique du χ^2 . Celle-ci, qui ne diffère de la métrique euclidienne usuelle que par l'introduction d'une pondération, permet de transformer les données en profils et de maximiser la corrélation canonique (Lebreton, 1980). Elle offre de ce fait la meilleure représentation simultanée de deux ensembles constituant les lignes et les colonnes d'un tableau de données (Lebart *et al.*, 1995). Contrairement à l'ACP où l'inertie totale est égale au nombre de variables, l'inertie d'une AFC traduit la structure du tableau : l'inertie d'un facteur a donc une signification en absolu et non pas seulement en pourcentage de l'inertie totale du nuage (Escofier et Pagès, 1990). Les indices d'aide à l'interprétation (qualité de représentation d'un élément par un axe ou un plan et contribution d'un élément à l'inertie d'un axe) définis en ACP sont valables en AFC.

c. Analyses intra-classes et inter-classes

Les analyses intra-classes et inter-classes sont des analyses d'inertie employées après une analyse simple d'un tableau floro-faunistique avec une variable qualitative exprimant des classes. L'*analyse intra-classes* a pour objet d'étudier les différences de comportement à l'intérieur de classes en analysant la dispersion des individus à l'intérieur de leur classe d'appartenance (Lebart *et al.*, 1995). On se positionne ainsi de manière orthogonale à la variable de partition en étudiant les liaisons à analyser, conditionnellement à la variable de partition. On peut ainsi combiner plusieurs analyses intra-classes pour éliminer successivement les effets de variables qualitatives. L'*analyse inter-classes* est l'analyse d'un tableau agrégé par une variable qualitative, qui optimise la répartition des centres de gravité des classes (Chessel *et al.*, 1996). C'est la forme la plus simple d'analyse de la liaison entre une tableau floro-faunistique et une variable mésologique qualitative. Un test de permutation permet d'évaluer la signification de la séparation des lignes du tableau par les classes (Chessel *et al.*, 1996). L'analyse inter-classes peut être suivie d'une comparaison multiple de moyennes pour identifier les différences entre les groupes. L'analyse intra-classes permet de mettre en évidence la structure interne des classes et correspond à l'élimination de l'effet des classes par une projection orthogonale à leur espace vectoriel.

d. Ordination des espèces ou des relevés

L'ordination des espèces ou des relevés le long d'un gradient est un problème fondamental de l'écologie descriptive auquel l'analyse multivariée, notamment l'AFC, offre un ensemble de réponses. L'AFC d'un tableau espèces-relevés fournit en effet avec le premier facteur la meilleure ordination réciproque des espèces et des relevés. Dans le cas d'un gradient simple, les espèces s'ordonnent selon une structure essentiellement unidimensionnelle, les facteurs suivants demeurant des artefacts (effet Guttman) (Lebreton et Yoccoz, 1987). Dans les autres cas, l'AFC permet de hiérarchiser les gradients en présence (Balent et Courtiade, 1992). La précaution doit être prise, dans la recherche d'une ordination optimale de relevés ou d'espèces, de garantir *a priori* une bonne répartition des échantillons le long du gradient. Les corrélations canoniques sont en effet fortement influencées par la distribution des relevés le long du gradient (Prodon et Lebreton, 1981). De même, le filtrage des données par suppression d'espèces rares (Lebreton, 1980) ou de relevés atypiques (Balent et Courtiade, 1992)

permet d'accroître la stabilité des résultats. Fortement utilisée dans la recherche de gradients écologiques, l'AFC a cependant pour effet de dilater les espèces par rapport aux relevés (et inversement), contrairement à l'ACP normée qui est également une bonne méthode d'ordination (Chessel *et al.*, 1996).

e. Amplitude d'habitat et diversité écologique

Des mesures écologiques optimales peuvent alors être obtenues, même dans le cas d'une variable qualitative. L'*amplitude d'habitat* d'une espèce peut être définie comme la plus ou moins grande dispersion sur le gradient des relevés où l'espèce est présente. Sur un facteur donné, l'AFC minimise les variances intra-espèces, utilisables comme une mesure d'amplitude d'habitat pour chaque espèce (Chessel *et al.*, 1982), tout en maximisant la discrimination entre elles ou variance inter-espèces (Lebreton et Yoccoz, 1987). De manière équivalente, la variance intra-relevé, qui est minimisée, peut s'interpréter comme une expression optimale de la *diversité écologique* du relevé (diversité α) (Chessel *et al.*, 1982), la variance inter-relevés restant quant à elle maximisée. Mais la variance intra-relevés constitue également une mesure de l'*organisation écologique* d'une communauté, et donc de la stabilité d'un assemblage d'espèces (Balent, 1991).

3.5. Classification automatique

Au plan écologique, les analyses multidimensionnelles ramenant au concept de continuum des communautés le long d'un gradient écologique s'opposent aux méthodes de classification automatique qui reconnaissent implicitement l'existence de discontinuités. D'un point de vue pratique, ces dernières restent complémentaires des analyses factorielles dont le pouvoir de discrimination est moindre. Un filtrage préalable des données par une analyse factorielle peut être ainsi utilisé, la classification pouvant ensuite s'effectuer à partir des premiers facteurs, ce qui correspond à un lissage des données qui améliore la partition en produisant des classes plus homogènes. Les centres de gravité des classes peuvent être projetés sur les plans factoriels successifs.

a. Classification ascendante hiérarchique (CAH)

La classification ascendante hiérarchique sur le critère de Ward fournit une hiérarchie de partitions. Elle est basée sur la dispersion intra-classes au lieu de distances entre éléments, l'inertie-intra des classes étant minimisée au profit de l'inertie-inter. Elle est intéressante par sa compatibilité avec certaines analyses factorielles, les objets à classer étant repérés par leurs coordonnées sur les premiers axes factoriels. Le choix des classes s'établit commodément sur l'examen d'un dendrogramme. Le choix du nombre de classes se base commodément sur l'examen de l'histogramme des indices croissants de niveau. La coupure de l'arbre hiérarchique s'effectue au niveau pour lequel cet histogramme marque un palier important (Lebart *et al.*, 1995). Dans la pratique, plusieurs choix de coupure sont possibles selon les objectifs poursuivis. Le dépouillement s'établit en examinant la contribution des différentes variables aux différentes classes et aux différents nœuds de séparation des classes.

b. Agrégation autour des centres mobiles

L'agrégation autour des centres mobiles, qui n'est pas hiérarchisée, offre toutefois l'avantage sur la CAH de recourir à un algorithme minimisant l'inertie-intra, et d'être bien adaptée aux vastes recueils de données (Lebart *et al.*, 1995). Elle peut donc être avantageusement utilisée en relais de la CAH, celle-ci permettant de définir le nombre de classes à conserver (Chessel *et al.*, 1996).

3.6. Couplage de tableaux : liaisons espèces-environnement

Un des problèmes les plus étudiés par l'écologie statistique est celui de l'analyse des relations entre un tableau floro-faunistique et un tableau de variables environnementales. L'objet est de savoir quelles variations de la quantité d'organismes et du mode d'assemblage des espèces ont leurs sources dans les variations des paramètres mésologiques (Chessel et Mercier, 1993). Une des solutions est apportée par les analyses dites sous contrainte linéaire.

L'analyse factorielle des correspondances sur variables instrumentales (AFCVI), ou analyse canonique des correspondances (Ter Braak, 1987) est ainsi obtenue en contraignant les coordonnées factorielles de l'AFC d'un tableau floro-faunistique à être une combinaison linéaire de variables d'un tableau mésologique (Chessel et Mercier, 1993). Les variables floro-faunistiques sont par conséquent projetées dans l'espace des variables mésologiques, l'AFCVI étant l'AFC du nuage de points projeté. Cette analyse non symétrique est préférable à une AFC suivie d'une régression linéaire car elle extrait plus d'information sur les relations espèces-milieu (Lebreton *et al.*, 1988). De même, elle autorise une ordination des taxons plus juste que l'AFC (Lebreton *et al.*, 1988), dans la mesure où rien ne garantit dans une AFC qu'une importante fraction de la variabilité des données demeure liée aux facteurs du milieu (Chessel et Mercier, 1993).

Le rapport de l'inertie de l'AFCVI à celle de l'AFC peut s'interpréter comme le carré d'une corrélation multivariée représentant une mesure globale de l'influence de l'ensemble des variables de milieu sur le peuplement (Prodon et Lebreton, 1994). Cette corrélation reste insensible au nombre d'espèces, ce qui est l'une des propriétés essentielles de l'AFCVI. *L'analyse en composantes principales sur variables instrumentales* (ACPVI) est semblable à l'AFCVI, l'analyse de départ devenant une ACP. Ces analyses ont en outre l'avantage de conduire à une représentation conjointe des taxons et des variables de milieu. Le dépouillement s'opère en examinant le poids des variables de milieu dans la formation des axes, et leur corrélation avec ces axes. Comme avec les techniques classiques de régression partielle, on peut en outre réaliser des AFCVI/ACPVI partielles, c'est-à-dire conditionnellement ou orthogonalement à une variable donnée ou à un jeu de variables données (Ter Braak, 1988). On peut alors procéder à une décomposition en effets successifs. Quelles qu'elles soient, les analyses sous contraintes linéaires gagnent en robustesse dès lors que le nombre de variables dépasse de 10 fois le nombre de relevés (Lebreton *et al.*, 1988). Dans le cas contraire, les analyses de co-inertie sont préférables car l'AFCVI reviendrait au bout du compte à ne faire qu'une simple AFC du tableau espèces-relevés (Chessel, forum ADE.).

Toutes les analyses multivariées ont été réalisées avec logiciel ADE-4 (Thioulouse *et al.*, 1997).

Résumé – Partie I

L'enjeu qui sous-tend la thèse est de mettre au point des outils de diagnostic de l'invasion des friches agricoles des Hauts de La Réunion dans le dessein de conforter la durabilité des modes de valorisation qui se rattachent à cette région d'intérêt économique et patrimonial élevé.

Le fil conducteur de cette recherche est de contribuer à l'élaboration d'un cadre standardisé de diagnostic d'une invasion en milieu rural, en s'appuyant conjointement sur des éléments de dynamique et d'impact sur la biodiversité. Ce diagnostic couvre une gamme étendue de niveaux d'organisation qui renvoient à diverses échelles d'espace et de temps. L'élaboration des outils de diagnostic correspondants est concrétisée par l'étude d'un cas particulier : l'invasion des friches par *Acacia mearnsii*.

L'écologie systémique fournit un ensemble de concepts et de méthodologies qui permettent d'aborder la complexité de systèmes écologiques selon une démarche centrée sur l'organisation hiérarchique du vivant. Les concepts se rattachant à la biodiversité des milieux insulaires, au rôle des perturbations dans la dynamique des communautés et aux processus d'invasion de plantes viennent enrichir cette démarche générale en orientant le choix des points à étudier et en fournissant d'importantes bases de réflexion et de discussion.

Par son caractère fortement insulaire et la richesses des dynamiques agricoles qui s'y sont déroulées, La Réunion représente un bon modèle pour construire un cadre de diagnostic d'invasion. En particulier, les bouleversements qu'a induit l'histoire de la culture du géranium de son apogée à son déclin constituent un terrain d'étude particulièrement intéressant. D'abord utilisé en jachère, *Acacia mearnsii* a bénéficié du déclin du géranium pour envahir peu à peu les terrains abandonnés.

Les outils de diagnostic réunis reposent sur la compréhension des mécanismes de colonisation des friches et des paysages à différentes échelles d'espace et de temps, et sur l'évaluation des conséquences de cette

colonisation sur la biodiversité, également envisagée selon une gamme d'échelles différentes.

Aussi l'invasion est-elle étudiée selon ses différents niveaux d'organisation écologique qui vont de la graine et des processus de germination et de levée de dormance qui s'y rattachent jusqu'à l'ensemble des Hauts, lieu d'une variabilité pédoclimatique dont dépendent la phénologie et la distribution de la plante.

Le dispositif d'étude retenu traduit cette vision hiérarchisée de l'invasion. Les processus rapides (ex : germination), qui portent sur des petites échelles spatiales, sont envisagés de manière synchronique, tandis que les processus lents (ex : dynamique spatio-temporelle de l'invasion) qui se manifestent sur de vastes étendues font nécessairement appel à une analyse diachronique.

L'évaluation des conséquences de l'invasion sur la biodiversité s'établit également en recourant à deux jeux de bio-indicateurs sensibles à des changements se manifestant à des échelles très différentes : la flore à l'échelle de la tache boisée, et l'avifaune à celle des unités de paysages.

La description des situations écologiques repose en bonne partie sur l'utilisation d'un panel de méthodes de traitements statistiques dont, en l'absence de méthodes « clef en main », le choix revêt une grande importance. La modélisation de certains processus en jeu (ex : dynamique spatio-temporelle en fonction des situations agricoles, impact sur la composition de l'avifaune) repose sur l'utilisation de différentes techniques d'analyses multivariées qui permettent notamment de lier la composition de relevés floro-faunistiques à la description des milieux correspondants.

En s'appuyant sur ces techniques d'analyse éprouvées et en mobilisant des clés générales de fonctionnement des écosystèmes, l'étude ambitionne au-delà du cas particulier traité, de fournir des outils de diagnostic généralisables à d'autres situations d'invasion en milieu rural.

PARTIE II. PROCESSUS ET DYNAMIQUES DE COLONISATION DES PAYSAGES AGRICOLES

A. LES PROCESSUS BIOLOGIQUES DE COLONISATION

1. A. *MEARNSII*, UNE PLANTE DE CARACTERE PIONNIER

1.1. Traits principaux de l'écologie du genre *Acacia*

Malgré leur importance dans nombre d'écosystèmes africains et australiens, peu d'études portent sur l'écologie des acacias (New, 1984). Il est surprenant de constater que le rôle écologique des acacias dans la colonisation des perturbations en Australie n'a lui-même fait l'objet que d'observations sommaires (Boland *et al.*, 1984 ; New, 1984). *A fortiori*, les données écologiques portant spécifiquement sur *A. mearnsii* restent rares et peu détaillées. Aussi est-il indispensable d'observer dans un premier temps les grands traits de l'écologie du genre *Acacia*, dont on va voir qu'ils fournissent un éclairage important sur l'espèce traitée dans cette thèse.

a. Des stratégies de résistance à la sécheresse prédominantes

Les espèces du genre *Acacia* fréquentent une large gamme d'habitats des régions tempérées ou de savane tropicale, avec une prédominance au sein des espaces semi-arides (Boland *et al.*, 1984). Sur les 1200 espèces d'acacias connues, 730 (61 %) sont australiennes (Kenrick et Knox, 1989) mais environ 150 espèces restent à décrire sur le continent australien (Searle, 1997), ce qui porte ainsi à 65 % la proportion d'acacias australiens. Divers procédés d'adaptation à la sécheresse sont observés, comme la réduction de la surface foliaire par fermeture des foliolules à des températures trop élevées (New, 1979). Chez certains acacias comme *A. senegal*, on observe sur un même arbre mais également dans une même gousse un gradient d'entrée en dormance, liée à la maturation et à la taille de la semence (New, 1984). Ceci est interprété comme une garantie de germination face à l'irrégularité des précipitations (Cavanagh, 1980). Le port des acacias traduit parfois lui-même une adaptation à la sécheresse, qu'il s'agisse de la forme prostrée de certaines espèces sur sables dunaires ou des branchaisons en entonnoir qui font non seulement le charme des savanes africaines mais pourraient également permettre aux eaux de pluie de s'écouler en direction de la base du tronc (New, 1979).

De nombreux acacias sont en outre adaptés au feu : les arbres dominants meurent, mais d'autres rejettent, tandis que la dormance des graines est levée par la chaleur (Boland *et al.*, 1984 ; Mbalo et Witkowski, 1997). Sur ce dernier point, peu d'études précisent quels sont les types de feux les plus favorables à la germination (Auld et Bradstock, 1996 ; Mbalo et Witkowski, 1997 ; New, 1984). On observe néanmoins que des invasions peuvent apparaître à la faveur d'incendies, par exemple avec *A. catechu* en Inde (New, 1984) ou *A. longifolia* en Afrique du Sud (Weiss, 1984).

b. Un genre regroupant des espèces fortement compétitives à l'égard des communautés de plantes

La particularité des légumineuses à fixer l'azote, et en particulier celle des acacias par l'intermédiaire de symbioses à *Rhizobium* ou *Bradyrhizobium* est bien connue (Searle, 1997 ; Turk et Keyser, 1992) et se traduit par une croissance rapide qui a fait le succès de certaines espèces auprès des forestiers (Hughes, 1994 ; Hughes, 1995 ; Richardson, 1998). De même, les acacias, et tout particulièrement les espèces bipennées, possèdent une surface foliaire considérable assurant une photosynthèse élevée

(New, 1984). Mais ceci ne constitue pas les seuls avantages comparatifs des acacias dans la colonisation de trouées créées par des perturbations. Certains acacias neutralisent les compétitions interspécifiques par allélopathie, comme *A. confusa* (Chou *et al.*, 1998) ou *A. dealbata* (Casal *et al.*, 1985). Il est probable que certains agents pathogènes (New, 1979) ou des insectes ravageurs (Chou *et al.*, 1998) soient neutralisés par des exsudats d'acacias. Notons qu'à La Réunion, l'armillaire (*Armillaria heimii*), champignon généraliste, n'est pas présent sur *A. mearnsii* (Soustrade et Mekdoud, 1999). Les propriétés antibiotiques de cet acacia à l'égard des termites sont également connues et liées à la sécrétion de composés cyanhydriques (Ohara *et al.*, 1994). Enfin, on relève le processus adaptatif de certains acacias à la prédation des herbivores, l'émission de substances gazeuses déclenchant la production de tannins chez les arbres situés sous le vent (Hallé, 1999).

c. Stratégies de reproduction

La plupart des acacias se multiplient par reproduction sexuée, bien que des procédés de multiplication végétative comme l'émission de drageons (Geldenhuys, 1986) soient parfois observés. Ils produisent d'abondantes fleurs protogynes dont la pollinisation est généralement assurée par une gamme d'insectes pollinisateurs généralistes (New, 1984). La dispersion des semences est souvent effectuée par gravité ou propulsion depuis les gousses déhiscents. Bien que de nombreuses semences peuvent être détruites au sein des gousses et au sol par les insectes ou les vertébrés, ceux-ci peuvent jouer un rôle important dans la dispersion (Brahmachary, 1980; Brown et Carter, 1998; Krefting et Roe, 1949; Middlemiss, 1963), voire la facilitation de la germination (New, 1984). Chez les acacias disposant d'un funicule attractif, allongé et enflé, coloré de rose ou d'orange vif, l'ornithochorie (Brown et Carter, 1998; Geldenhuys, 1986; Glyphis *et al.*, 1981) ou la myrmécochorie se révèlent efficaces (New, 1984). Alors que les acacias américains sont plutôt dispersés par les oiseaux et les grands mammifères et que les acacias africains le sont uniquement par ces derniers, les espèces australiennes apparaissent particulièrement adaptées à la dispersion par les oiseaux ou les fourmis selon le plus ou moins grand développement de l'arille (Willson et Traveset, 2000).

Encadré 2.1. Distribution des tailles et production de semences de différentes mimosacées présentes à La Réunion

Les longueur, largeur et poids de 20 graines ont été mesurés pour 21 mimosacées naturalisées ou plantées à La Réunion, dont 9 sont des acacias d'origine australienne. Le test statistique non paramétrique de Kruskal-Wallis atteste du fait que les graines des acacias australiens sont significativement plus courtes ($U = 16.5$, $p = 0.008$), moins larges ($U = 15.0$, $p = 0.006$) et plus légères ($U = 17.5$, $p = 0.009$) que les 13 autres espèces. La faible taille des graines est un caractère généralement rattaché aux espèces pionnières (Baskin et Baskin, 2001; Tilman, 1988). La figure 2.1 montre en effet que les points représentant les acacias australiens se situent globalement à proximité de l'origine. Par contre, aucune tendance ne permet de distinguer les espèces naturalisées de celles qui ne le sont pas. On observe par exemple que *Desmanthus virgatus* et *Pithecellobium dulce*, deux espèces naturalisées, se situent aux deux pôles du nuage de points.

Parallèlement a été évaluée la production de semences par m² de houppier projeté au sol. Pour les 12 espèces différentes de mimosacées présentes à La Réunion, un rameau représentatif a été retenu pour 10 arbres différents. Sur chaque arbre, le nombre de rameaux fructifères présents a été estimé, puis le nombre de graines par gousses a été dénombré sur la base d'un échantillon de 100 gousses prélevées sur plusieurs arbres. *A. mearnsii* constitue l'espèce qui produit le plus de semences par mètre carré. Les huit premières espèces se présentent parfois sous la forme de peuplements monospécifiques, à l'exception de *A. holosericea* qui n'est pas naturalisé mais détient un potentiel de production tel qu'il pourrait le devenir (figure 2.2), d'autant que les graines fortement attractives sont consommées par les oiseaux (Tassin, obs. pers.).

Figure 2.1. Distribution biométrique des semences de 21 Mimosacées naturalisées ou plantées à La Réunion.

On observe une relative agrégation des espèces australiennes au regard de l'ensemble des espèces.

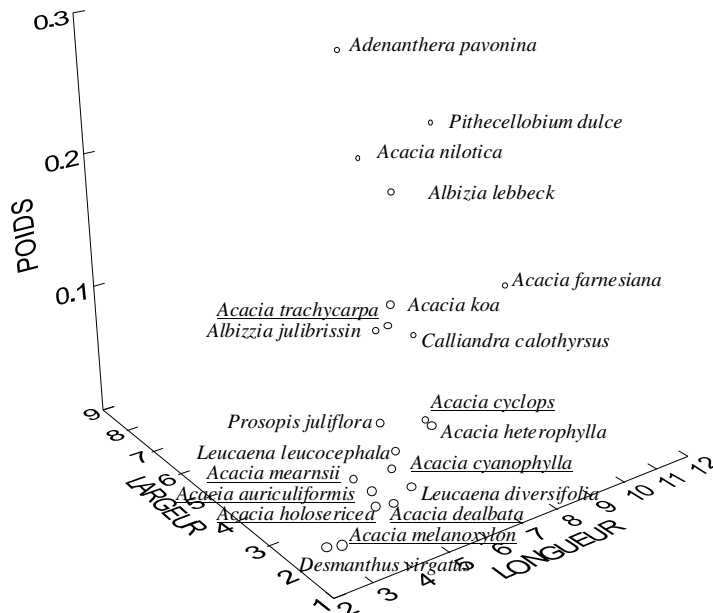
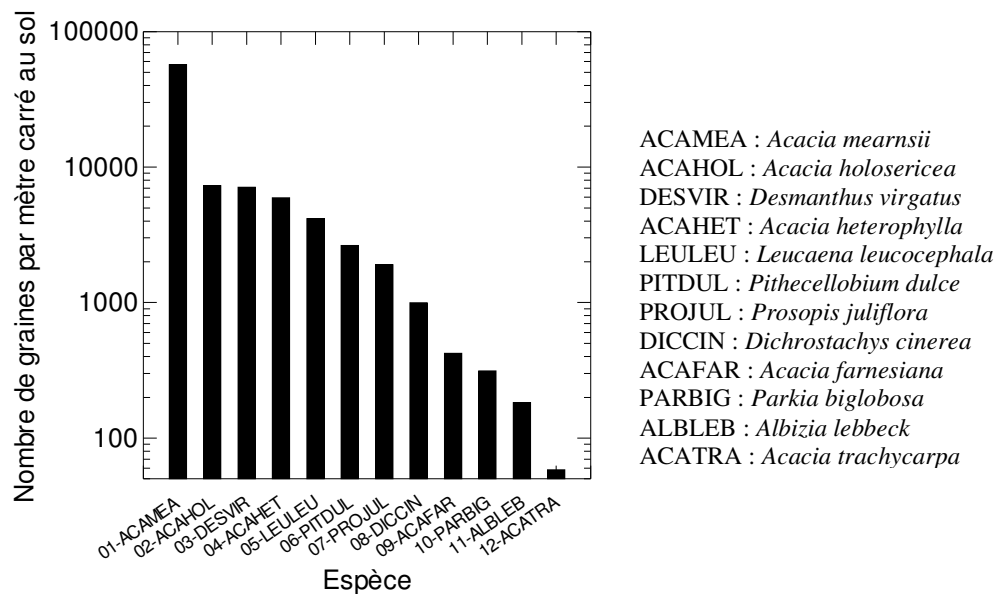


Figure 2.2. Production de semences de 12 Mimosacées présentes à La Réunion.

Acacia mearnsii se présente comme l'espèce qui produit le plus de graines au mètre carré de sol.



d. *Dormance et germination*

La dormance des graines d'acacias est essentiellement physique et liée à l'imperméabilité du tégument externe à l'eau (Baskin et Baskin, 2001; New, 1984) et à l'oxygène (Kao, cité par Cavanagh, 1980), mais elle n'est jamais d'origine embryonnaire (Cavanagh, 1980). Chez certaines espèces, le tégument très perméable confère aux graines une durée de vie très limitée (New, 1984), mais variable selon le taux d'humidité de la graine (Goo *et al.*, 1979). Chez d'autres pour lesquelles le tégument est particulièrement épais, les semences sont au contraire très longévives : 40 ans et plus pour *A. heterophylla* (Cadet, 1980) ou *A. mearnsii* (Boucher et Stirton, 1980; Sherry, 1971), 100 ans pour *A. dealbata* (Cunningham et Cremer, 1965). L'imperméabilité du tégument, qui permet en outre l'hydrochorie (New, 1984), serait acquise lors de la phase de maturation des graines chez *A. mearnsii* (Isikawa, cité par Cavanagh, 1980). La perméabilité globale de la graine serait également liée à celle de la strophiole¹ (Figure 2.3) (Cavanagh, 1980). Enfin, comme on l'a vu plus haut (1.1.a.), les chocs thermiques ont généralement pour effet de lever la dormance (Boland *et al.*, 1984; Mbalo et Witkowski, 1997).

Ces éléments participent au caractère pionnier de la plupart des acacias, la phase végétative disparaissant peu à peu des formations végétales matures (Geldenhuis, 1986), mais la phase séminale se maintenant durablement dans le sol (Boland *et al.*, 1984). Les exceptions (ex : *A. melanoceros*) à cette tendance générale restent rares (New, 1984). Par leurs facultés pionnières et l'efficacité de leurs procédés de dispersion, les acacias apparaissent comme des plantes potentiellement envahissantes. De surcroît, très utilisé en sylviculture ou en agroforesterie (Richardson, 1998 ; Tassin, 2000), le genre *Acacia* contribue largement à l'appartenance des mimosacées au trio de tête des familles végétales les plus envahissantes au monde (Binggeli, 1996).

1.2. Taxonomie et nomenclature de *A. mearnsii*

a. *Taxonomie : une appartenance à une section relativement peu spécialisée*

Le genre *Acacia* relève de la famille des Légumineuses, sous-famille des Mimosoideae (Polhill, 1990). Il semble s'être d'abord diversifié dans les régions tropicales qui représentent les restes actuels du Gondwana occidental (Guinet et Vassal, 1978). La classification des espèces actuelles se heurte au caractère continu de la variation des caractères au sein du genre *Acacia*. On distingue néanmoins trois sous-genres présentant plusieurs sections (Guinet et Vassal, 1978) :

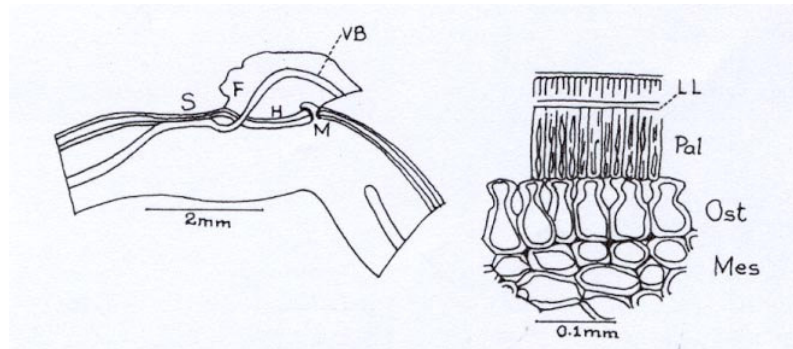
- s. g. *Aculeiferum* (fortes épines, semences sans albumen), recouvrant trois sections (*Filicinum* - la plus archaïque -, *Monacantha* et *Aculeiferum*) ;
- s. g. *Heterophyllum* (feuilles bipennées ou phyllodes, semences avec traces d'albumen, absence d'arille), avec également trois sections (*Uninervea*, *Heterophyllum*, *Pulchelloidea*) ;
- s.g. *Acacia* (stipules épineux, caractères cytologiques spécialisés) qui ne comprend qu'une section *Acacia*.

A. mearnsii De Wild. appartient au sous-genre *Heterophyllum* et à la section des *Uninervea*, qui est elle-même une extension de l'ancienne série exclusivement australienne des *Botryocephalae* de Benthham à la majorité des espèces à phyllodes uninervés (Guinet et Vassal, 1978). Cette section, au regard des autres, apparaît relativement peu spécialisée et présente nombre de caractères ancestraux (Guinet et Vassal, 1978). Les études morphologiques suggèrent l'existence de deux écotypes australiens principaux au sein de l'espèce *mearnsii* : l'un côtier, l'autre rattaché à l'intérieur des terres (Bleakley et Matheson, 1992).

¹ La strophiole est une excroissance charnue produite par le raphé de certaines graines.

Figure 2.3. Anatomie de la paroi d'une graine de *Acacia grandicornuata* (d'après Cavanagh, 1980).

F = Funicule, H = Hile, LL = lignes lumineuses, Mes = Mésophylle, M = Micropyle, Ost = cellules ostéosclérifiées, Pal = cellules de Malpighi, S = Strophiole, VB = Faisceau vasculaire.



Encadré 2. Variabilité de la taille des semences.

Au sein d'un lot de semences relevant du même semencier, la taille des graines de *A. mearnsii* peut différer sensiblement. Ainsi, sur 100 graines provenant d'un même arbre, et dont la longueur (L), la largeur (l) et l'épaisseur (e) ont été mesurées à l'aide d'un vernier de précision, une classification ascendante hiérarchique conduit à distinguer deux classes de semences dont les mensurations moyennes sont les suivantes :

Classe	L_m (mm)	l_m (mm)	e_m (mm)
C_1 (75 %)	4.14	2.61	1.91
C_2 (25 %)	4.85	2.94	2.06
Total	4.32	2.69	1.95

Le test de Kruskal-Wallis montre que les trois dimensions diffèrent de manière significative ($p < 0.001$) entre les classes C_1 et C_2 . Les graines de la classe C_1 , les plus grosses, sont trois fois moins fréquentes que celles de la classe C_2 . La longueur apparaît, après ACP du tableau de mensurations, comme la dimension la plus discriminante (elle représente 72.1 % de la variabilité du nuage sur le deuxième axe factoriel, tandis que les trois variables contribuent respectivement à 26.4, 38.0 et 35.6 % de la constitution du premier facteur). En prenant la valeur de 4.60 mm comme seuil de différenciation des deux classes, on réalise alors une erreur de classification de 4 %, ce qui est acceptable .

b. *Nomenclature de l'espèce*

Le nom vernaculaire anglais *black wattle* fait référence au caractère sombre de l'écorce et du feuillage, qui reste en fait commun à de nombreux acacias. En ont directement découlé les appellations étrangères *acacia negra* (Brésil) et *swartwattelboom* (Afrique du Sud). A la fin du 19^{ème} et au début du 20^{ème} siècle, cet arbre était couramment désigné en français sous le nom d'acacia tannifère mais cette appellation n'est plus d'usage aujourd'hui. Le nom spécifique rend hommage au chirurgien Edgar Alexander Mearns (1856-1916), collecteur du spécimen type prélevé au Kenya (Hall et Johnson, 1993). Le nom d'auteur est celui du botaniste De Wildeman. La nomenclature d'*A. mearnsii*, remaniée plusieurs fois, prête beaucoup à confusion. On a d'abord distingué plusieurs variétés (*normalis*, *dealbata*, *lanigera*, *Leichardli*, *mollis*) au sein d'une même espèce nommée *decurrens*, désignée ainsi par la présence d'excroissances linéaires courant le long des branches ou des jeunes tiges (Von Mueller, 1877). La variété *A. decurrens* var. *mollis* (ou *mollissima*, ou bien encore *mollissima paniculandulosa*) (Ewart, 1925) n'a été considérée comme une espèce à part entière (*mearnsii*) qu'en 1949. Les écrits antérieurs à cette date restent donc à utiliser avec les précautions qui s'imposent.

1.3. Description de *A. mearnsii*

a. *Appareil végétatif : une biomasse foliaire élevée et une forte teneur en tannins*

Les éléments qui suivent proviennent pour l'essentiel de la description de l'espèce dans la Flore des Mascareignes (Polhill, 1990) et d'observations complémentaires personnelles. L'arbre atteint 15 à 20 m de haut. Le port, d'abord très fusiforme, devient pyriforme à irrégulier. La jeune tige est très droite et de section plus ou moins elliptique. Avec son développement se déploie une branchaison diffuse généralement dressée, parfois oblique sur les arbres isolés, et le tronc peut devenir légèrement tortueux. Au sein des peuplements denses, les branches meurent progressivement du bas vers le haut, la couronne n'occupant parfois plus qu'un cinquième de la hauteur totale des arbres parvenus à maturité. L'enracinement s'établit à partir d'un pivot peu profond, souvent inférieur à 1.50 m, et de nombreuses racines latérales dont la longueur dépasse largement la hauteur de l'arbre, et d'où partent d'autres racines plongeant à une profondeur pouvant atteindre 15 m et plus. Dans les andosols de structure massive présents à La Réunion, la profondeur d'enracinement observée sur *A. mearnsii* est une performance au regard des autres plantes exotiques présentes (Perret, comm. pers.). Les nodules, d'aspect globuleux et de 3 à 15 mm de long, sont abondants sur sols pauvres en matière organique et sont liés aux bactéries du genre *Rhizobium* ou *Bradyrhizobium* (Searle, 1997). La fixation d'azote par hectare et par an serait de l'ordre de 280 kg pour le seul feuillage (NAS, 1990) et 360 kg pour la biomasse racinaire (Sherry, 1971).

Les feuilles adultes, de 8-12 cm de long, sont bipennées, avec 10 à 30 paires de pennes par feuille. Par penne, on dénombre de 15 à 70 paires de folioles vert olive et oblongues de 1.5 - 4 de longueur (L) sur 0.5 - 0.8 mm de large (l), se fermant en période de déficit hydrique, en période venteuse ou dès la nuit tombée. On confond parfois *A. mearnsii* avec *A. dealbata*, également présent à La Réunion, duquel on ne peut le distinguer au premier regard, même si le second a un feuillage plutôt plus argenté, des fleurs d'un jaune généralement plus vif, et une écorce souvent plus noire. Mais la distinction ne peut s'établir de manière certaine qu'à l'observation du rachis des feuilles : chez *A. mearnsii*, des glandes de 1 à 1.2 mm sont présentes non seulement au niveau de l'insertion des folioles mais également à des niveaux intermédiaires. La surface foliaire de chaque foliolule, de forme sensiblement rectangulaire bien qu'arrondie à l'apex, est comprise entre 0.5 et 2.1 mm², soit une surface totale de la feuille pouvant atteindre 44 cm². Ceci conduit à situer l'espèce dans la classe biométrique des notophylles (2025-4500 mm²), dont font par exemple partie certaines espèces de *Cinnamomum* et *Pittosporum* (Tang et Ohsawa, 1999). L'ensemble de la biomasse foliaire est élevée (Sherry, 1971) et l'arbre dispose donc d'une grande surface de réception de l'énergie lumineuse. La surface de réception est d'autant plus efficace que, sur des feuilles en place, les foliolules sont orientés sur des plans différents. Dans ce registre, un autre avantage majeur de l'espèce est de pouvoir développer dès la plantule une surface

foliaire importante, les foliolules étant visibles au niveau même de l'embryon, comme on le verra plus loin dans l'étude des traits de germination. La croissance annuelle est très rapide et maximale entre 3 et 5 ans. L'accroissement courant entre 7 et 10 ans peut atteindre 15-25 m³ et le diamètre au pied 45 cm à 10 ans (Smith, 1921). La biomasse (B) est évaluée par les équations $B = 0.0639 \text{ DHP}^{2.729}$ (Dudley, 1992) ou $\log B = 1.9532(\log \text{DBH}) + 1.2315 (\log H)$ (Schönau et Aldworth, 1991), DHP désignant le diamètre à hauteur de poitrine et H la hauteur totale de l'arbre.

Toutes les parties jeunes, à l'exception des fleurs, sont densément pubescentes, les jeunes pousses ayant un aspect doré. L'écorce, épaisse, d'abord verte, lisse et cannelée en lignes décurrentes souvent jaunâtres à leur base et marron à l'extrémité de leur crête sur les jeunes arbres, devient brune à brun noirâtre et fissurée sur le tronc et les branches maîtresses des individus plus âgés. Des tannins sont présents dans tous les tissus de l'arbre, mais leur teneur est particulièrement élevée dans l'écorce où elle atteint la valeur de 29 à 42 %, pour une moyenne de 36 % exprimée par rapport au poids sec (Sherry, 1971). L'aubier est pâle, blanc à jaune blanchâtre, le bois de cœur est brun clair à rosâtre avec des stries rouges, très dur et résistant, à fine texture, à fil entrecroisé, peu à modérément durable, d'une densité de 0.6 à 0.8. La production annuelle moyenne de litière (feuilles, gousses, rameaux) est d'environ 2 t/ha et la biomasse totale restituée au sol au terme d'une exploitation d'un peuplement de 10 ans peut atteindre 80 t/ha (Sherry, 1971).

b. Pièces reproductrices : une forte allocation des ressources à la reproduction et une aptitude à la myrmécochorie

L'espèce ne drageonne pas et ne rejette que très peu après une coupe : la multiplication est exclusivement sexuée. Les arbres fleurissent abondamment dès 20 mois mais ne fructifient qu'à 3 ans. La floraison progresse du bas vers le haut de l'arbre dès le retour de la saison chaude et s'étale sur 3 à 5 mois. Les inflorescences, en capitules jaune pâle odorants, de 5-8 mm de diamètre et aux pédoncules de 2-6 mm de long, sont groupés par plusieurs centaines en racèmes sur les pousses de l'année. Le nombre de têtes florales par racème est moins élevé dans l'aire d'origine que dans les zones d'introduction (Moncur *et al.*, 1991; Sherry, 1971). Cela est sans doute à rattacher à un taux de parasitisme et de prédation moins élevé dans les aires d'introduction (Sherry, 1971).

Les capitules produisent rarement plus de cinq gousses, la plus grande partie d'entre elles tombant au sol avant la maturation. Les gousses, vertes puis brun sombre, devenant sèches et dures en mûrissant, sont étroitement oblongues, droites ou légèrement courbes, légèrement étranglées entre les graines. Elles mesurent 3-12 cm de long sur 0.5-0.8 cm d'épaisseur. Elles sont déhiscentes sur l'arbre le long d'une des sutures : la dispersion par le vent est dès lors peu efficace. Ces gousses sont recouvertes d'un tomentum dont on verra plus loin qu'il joue manifestement un rôle important dans le déclenchement de la déhiscence, en réponse à des alternances d'humectation et d'assèchement liées aux événements climatiques. Elles contiennent chacune de 1 à 16 (plus généralement de 5 à 8) graines de petite taille (50 à 70.000 par kg), noires et brillantes. Ces graines peuvent être produites en grande abondance puisqu'on a dénombré en Afrique du Sud des effectifs de 20.000 (Cronk et Fuller, 1995) à 60.000 graines par mètre carré de sol (Donnelly *et al.*, 1992). Elles contiennent 30 % de protéines, 10 % de fibres et 8 % de matière grasse, dont 6 % d'acide coronarique (Banerji *et al.*, 1988). Elles sont entourées d'une excroissance du funicule ou *arille*, de couleur beige et d'aspect trapu. L'arille est plus développé que chez *A. dealbata*, et constitue un autre critère de différenciation des deux espèces. Il est cependant nettement moins développé que chez les espèces zoochores (ex : *A. melanoxyton*). De fait, la graine présente l'allure typique des semences d'acacias dispersées par les fourmis : la myrmécochorie consiste alors à un transport de la graine jusqu'à la colonie où l'arille est prélevé avant rejet de la semence en bordure de la fourmilière (Böhning-Gaese *et al.*, 1996). D'après Searle, des fourmis sont fréquemment observées sur *A. mearnsii* au sein de son aire d'origine, mais cet auteur fait surtout référence aux populations de pucerons présentes sur l'arbre, et se borne à envisager une possible consommation des graines par les fourmis (Searle, 1997).

1.4. Reproduction de *A. mearnsii*

a. Morphologie et développement floral

En Australie, la floraison dure environ 20 jours, les arbres fleurissant les premiers présentant les floraisons les plus longues (Moncur *et al.*, 1991), et s'étale sur une période de deux mois (octobre et novembre) (Fairley et Moore, 1989). Comme on le verra plus loin, ces éléments contrastent singulièrement avec les observations faites à La Réunion. Chaque fleur contient un seul ovaire, un style, un stigma et environ 40 étamines. Chaque anthère est bilobée et chaque loge contient quatre compartiments abritant chacun une polyade constituée de 16 grains de pollen cohérents. Ce nombre est légèrement plus élevé que celui des ovules (12-14), ce qui laisse supposer qu'une polyade suffit à la pollinisation (Moncur *et al.*, 1991). Les fleurs, protogynes (c'est-à-dire que le gynécée se développe avant l'androcée), sont hermaphrodites mais peuvent être fonctionnellement mâles avec atrophie ou absence de l'ovaire et du style. L'espèce est ainsi dite andromonoïque, la proportion de fleurs mâles pouvant être déterminée par des facteurs environnementaux (Searle, 1997). On note enfin que les fleurs ne contenant pas de nectaires, l'espèce reste peu mellifère (Sherry, 1971), ce qui est confirmé par les pratiques des apiculteurs à La Réunion.

b. Des fleurs auto-incompatibles

A l'ouverture de la fleur, les pétales et les sépales s'écartent légèrement. Le style émerge de l'ouverture ainsi ménagée, se redresse, tandis que le stigma se couvre d'un liquide brillant pour être ainsi réceptif durant environ 24 h. Les filets des étamines se déplient alors jusqu'à ce que les anthères soient à peu près au niveau du stigma. La tête florale prend alors une apparence jaune éclatant, de la couleur dominante des étamines. A ce stade, le stigma n'est cependant plus réceptif et le style, peu à peu, brunit et se flétrit (Moncur *et al.*, 1991). Les anthères s'ouvrent alors, exposant les polyades qui restent ainsi pendant 2 ou 3 jours.

On ne peut cependant conclure immédiatement à la nécessité d'une pollinisation croisée. Il faut en effet tenir compte du fait que sur un même racème, la floraison dure au total 14 jours, la majorité des fleurs bouclant leur cycle en 5 à 7 jours. Il y a donc théoriquement possibilité d'une pollinisation au sein d'un même racème, en dépit de la protogynie. Or, la nécessité d'une pollinisation croisée a été confirmée de manière expérimentale en Australie (Kenrick et Knox, 1989 ; Moncur *et al.*, 1991) : il apparaît en effet que les tubes polliniques issus du même arbre s'incurvent au cours de leur allongement, de sorte qu'ils n'atteignent les sacs embryonnaires que dans 0.5 % des cas, donnant en outre lieu à la formation de gousses qui ne parviennent pas à maturité (Moncur *et al.*, 1991). Le fait d'une pollinisation croisée prédominante sinon obligatoire n'est pas sans importance sur la colonisation de l'espèce car il suggère que la fructification augmente avec la densité (Rameau, comm. pers.). Mais il faut tenir compte d'autres données montrant que l'auto-pollinisation est possible dans d'autres contextes que l'Australie, notamment en Afrique du Sud (Moffett et Nixon, 1974, cités par Kenrick, 1989).

La pollinisation est de type entomophile (Searle, 1997) mais l'apport de ruches, par exemple, n'améliore pas la fécondité de l'arbre.

c. Hybridation

Des hybridations sont fréquentes avec *A. dealbata* et ont été depuis longtemps décrites à Madagascar (François, 1925). Les hybrides perdent souvent l'indument jaune présent à la pointe des branches, ont des fleurs dont la gamme de teintes varie du jaune au blanc, et présentent sur le pétiole des glandes secondaires sur la partie inférieure seulement. Le nombre de glandes secondaires est d'autant plus

grand que l'hybride a des affinités avec *A. mearnsii*. En outre, l'écorce est moins épaisse et il n'est donc pas recommandé d'installer des peuplements d'*A. mearnsii* à proximité de peuplements d'*A. dealbata* si on les destine à la production de tannins. En Afrique du Sud, des hybridations ont également été observées avec *A. baileyana*, *A. decurrens* et *A. irrorata*, qui font également partie de l'ancienne série des *Botryocephala* (Searle, 1997). Les hybridations entre *A. mearnsii* et d'autres acacias restent néanmoins rares en Australie, probablement pour des raisons de discordance phénologique (Searle, 1997).

1.5. Ecologie de *A. mearnsii*

a. Caractéristiques de l'aire naturelle d'origine

A. mearnsii est endémique du sud-est de l'Australie (Carte 2.1). On le rencontre dans les zones côtières ou au pied des premiers grands reliefs, depuis l'ouest de Sidney, en Nouvelle-Galles du Sud, jusqu'au sud-est de l'Australie Méridionale, ainsi que dans les basses et moyennes altitudes de la Tasmanie, entre 33° 43' et 42° 58' de latitude sud, 140° 27' et 150° 24' de longitude est. Il est principalement présent entre 850 m et le niveau de la mer mais culmine à 1070 m sur le Mont Gladstone dans les Nouvelle-Galles du Sud (Searle, 1997). La distribution actuelle ne reflète toutefois que de manière imparfaite l'aire naturelle d'origine puisque certaines populations d'*A. mearnsii* ont été considérablement affaiblies par les prélèvements de l'homme, comme par exemple à proximité de Portland, dans l'Etat de Victoria (Searle, 1997).

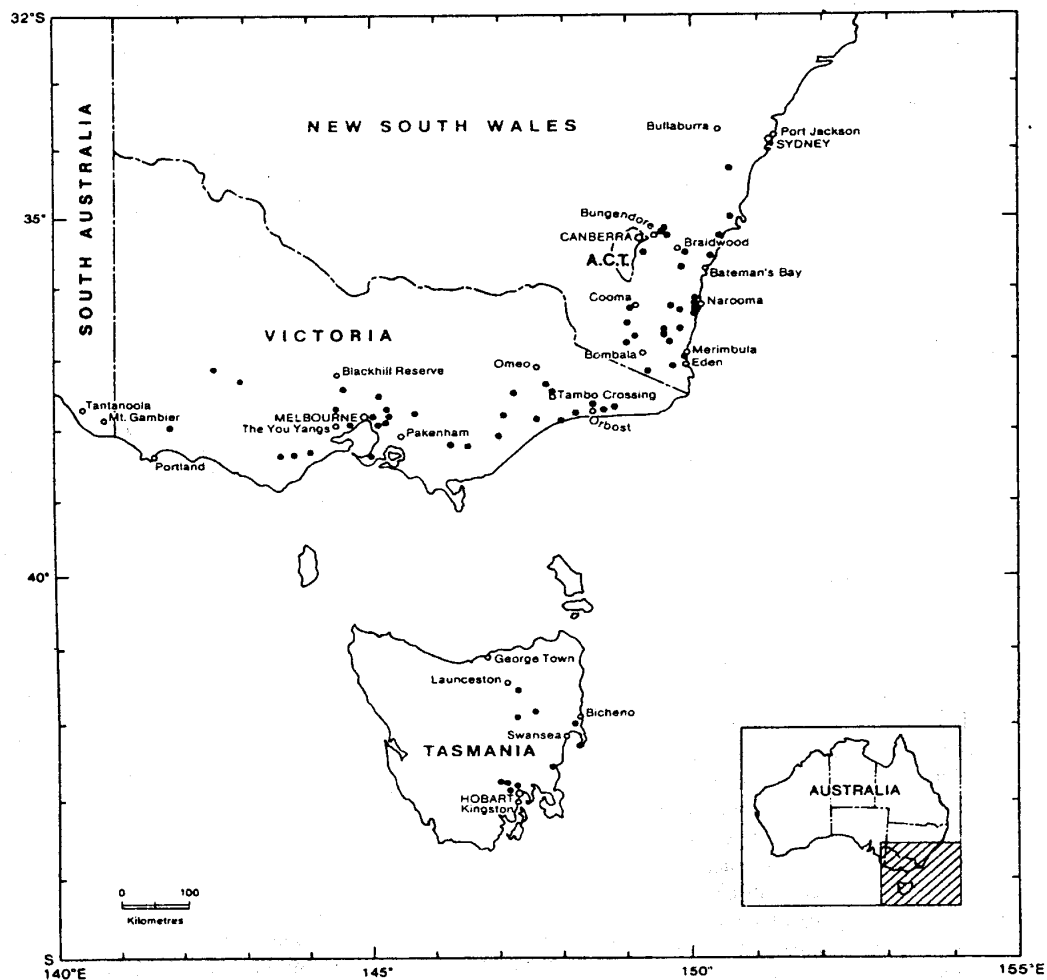
Sa distribution correspond à une zone fraîche à chaude et sub-humide à humide. Les températures moyennes annuelles s'étalent entre 10 et 17 °C., celles du mois le plus chaud s'élevant à 21-29 °C. et celles du mois le plus froid s'abaissant de - 3 à 7°C. (Booth, 1988). L'espèce est exclue des territoires où la température excède 38-40°C (Searle, 1997). Les précipitations annuelles y sont en moyenne de 625 à 1000 mm, avec un minimum de 300 à 600 mm et un maximum de 1600 mm, les périodes de sécheresse pouvant être fréquentes (Boland *et al.*, 1984 ; Searle, 1997).

On rencontre cet arbre sur des reliefs modérément vallonnés, préférentiellement sur des pentes orientées vers le sud ou l'est ou dans des fonds de vallées (Searle, 1997). L'espèce est plastique quant aux sols (Fairley et Moore, 1989), mais les sols forestiers assez profonds ou dérivés de shistes, à structure meuble et bien drainés, et de tendance acide à neutre (pH 4.5-7.0), lui conviennent particulièrement (Ladd *et al.*, 1976; Specht, 1972). Elle tolère assez peu les sols lourds ou superficiels, et moins encore les sols calcaires.

b. Aires d'introduction et limites climatiques

Cet acacia a été successivement introduit dans de nombreux territoires : Inde (1843), Afrique du Sud (1845), Hawaii (vers 1860), Indonésie (1880), Portugal (1880), Nouvelle-Zélande (1886), Californie (avant 1887), Réunion (1887), Ceylan (1890), Kenya (1903), Argentine (avant 1912), Maroc (1916), Madagascar (1917), Brésil (1928), Japon (1928), Rwanda (1931), Soudan (1932), Nigéria (vers 1940), Israël (1950), Uruguay (1950), Ethiopie (1954), Maurice (1956), Pakistan (vers 1960), mais aussi à des dates indéterminées en Algérie, en Colombie, aux Seychelles, en Tanzanie, au Zaïre et au Zimbabwe (Boucher et Stirton, 1980 ; Searle, 1997; Sherry, 1971). Les plantations couvrent aujourd'hui environ 500.000 ha dans le monde (Barbour, 2000), dont 105.000 ha en Afrique du Sud où il est en régression (Boucher et Stirton, 1980 ; Hendry et Van Staden, 1982) et 60.000 ha au Brésil (Booth, 1997).

Carte 2.1. Distribution naturelle de *Acacia mearnsii* De Wild. d'après localisation des collections présentes dans les herbiers (d'après Searle, 1997).



A. mearnsii s'est naturalisé dans plusieurs de ces territoires où il colonise les espaces ouverts, notamment en Afrique du Sud (Bond et Goldblatt, 1984 ; Henderson et Musil, 1984), aux îles Hawaïi (Cronk et Fuller, 1995), en Inde (Srivastava, 1995), au Japon (Itoh *et al.*, 1990), en Nouvelle-Guinée (Maslin, comm. pers.), en Nouvelle-Zélande (Thompson et Marshall, 1980 ; Webb *et al.*, 1988), en Ouganda (Rejmanek, 1996), à La Réunion (Macdonald *et al.*, 1991) et en Tanzanie (Edwards, 1974). La naturalisation de *A. mearnsii* est manifestement effective dans d'autres régions de la zone des Grands Lacs d'Afrique Centrale. La régénération par semis des peuplements cultivés est par exemple présentée comme facile et vigoureuse au Burundi (Guizol, 1989).

L'aire climatique de cette essence est présentée dans le tableau 2.1. A noter que *A. mearnsii* a une mauvaise croissance lorsque la température annuelle moyenne dépasse 20 °C., et que l'écorce est sujette à des gommoses pour des pluviométries trop importantes (Booth, 1988). En Afrique du Sud, il se développe le mieux avec des précipitations annuelles moyennes allant de 700 à 1600 mm et une température annuelle moyenne comprise entre 13.9 et 19.1 °C (Booth, 1988). Mais l'analyse des références de plantation dans les autres pays montrent que *A. mearnsii* peut être cultivé sur des sites d'une température moyenne annuelle comprise entre 14.2 et 24.0 °C., pour une température moyenne du mois le plus froid allant de 2.2 à 16.7 °C, et des précipitations annuelles comprises entre 550 et 2250 mm (Booth, 1997). On observe qu'en Afrique du Sud, *A. mearnsii* gèle lorsque la température s'abaisse au-dessous de - 4 °C (Haojie, 1997). Il faut enfin observer que l'enracinement restant essentiellement superficiel, l'arbre est moyennement résistant au vent.

Tableau 2.1. Aire climatique d'*Acacia mearnsii* en Australie et dans ses zones d'introduction (d'après Booth, 1988).

Pays	Température moyenne annuelle (°C.)	Moyenne des minima thermiques du mois le plus froid (°C.)	Précipitations annuelles moyennes (mm)
Australie	9.8/17.5	-2.6/7.1	440/1600
Afrique du Sud	13.9/19.1	-0.6/8.5	700/1600
Autres	14.2/24.0	2.2/16.7	550/2250

c. Autécologie

Les éléments bibliographiques que nous avons pu réunir sur l'autécologie de l'espèce, y compris auprès de l'Herbier National de Melbourne et de l'Institut de Recherche Turnbull de Frankstown, restent très minces et confirment le fait que cette espèce reste très peu étudiée en dehors des aspects liés à sa valorisation (Boland *et al.*, 1984; Sherry, 1971). Dans son milieu forestier d'origine, *A. mearnsii* est une espèce de sous-bois. Il se présente en formations dominantes au sein de la forêt sclérophylle, en association avec d'autres arbustes (*Astroloma conostephoides*, *Leptospermum myrsinoides*) (Burbidge et Gray, 1970). Dans la région de Melbourne et dans de tels faciès où nous l'avons observé, il est présent avec *Leptospermum laevigatum*, *Melaleuca ericifolia*, *A. longifolia*, *A. melanoxylon*, *A. oxycedrus* et *A. decurrens*. Mais il est plus fréquent en sous-bois d'eucalyptus (*E. botryoides*, *E. cypellocarpa*, *E. globulus*, *E. ovata*, *E. radiata*, *E. saligna*, *E. scabra*, *E. viminalis*) dans les milieux qualifiés de *open-forests* ou de *woodlands* (Boland *et al.*, 1984 ; Ladd *et al.*, 1976 ; Opie *et al.*, 1984 ; Searle, 1997). A Warrandyte River Park, on peut l'observer sous plusieurs espèces d'eucalyptus, au voisinage de *A. melanoxylon* et *A. dealbata* qui, semble-t-il, restent présents sur des sols plus frais.

Comme la plupart des acacias, *A. mearnsii* est un arbre peu longévif (15-20 ans) dans son aire d'origine (Searle, 1997) alors que non contrôlé par des agents biologiques, il peut atteindre au moins 50 ans à La Réunion et même plus de 100 ans en Afrique du Sud (Bruzzeze, comm. pers.). De bonnes synthèses ont été réalisés sur les problèmes phytosanitaires rencontrés sur *A. mearnsii* (Roux *et al.*, 1995; Sherry, 1971).

Encadré 2.3. Positionnement de *A. mearnsii* par rapport aux autres espèces ligneuses envahissantes à La Réunion, du point de vue de son impact écologique.

A l'échelle de l'île, avec M.Cazanove et J.N. Rivière, nous avons appliqué sur un ensemble de 26 plantes ligneuses envahissantes d'impact écologique élevé (MacDonald et al., 1991), une méthode de hiérarchisation mise au point pour les réserves naturelles d'Amérique du Nord (Hiebert et Stubbendieck, 1993) qui permet d'évaluer, puis de hiérarchiser le niveau actuel d'impact sur les écosystèmes ainsi que l'aptitude inhérente d'une espèce à devenir une peste. Elle repose sur un jeu d'informations auxquelles sont attribuées des valeurs groupées en classes. Une première section porte sur le niveau actuel et l'étendue de l'impact, en recourant à cinq séries de critères : la distribution, l'abondance, l'effet sur différents processus écologiques, le niveau de menace sur l'environnement et l'impact visuel. Une deuxième section porte sur les traits de vie de la plante la prédisposant à poser des problèmes sur l'environnement ainsi que son impact éventuellement connu dans d'autres régions. Les critères utilisés sont : l'aptitude à boucler un cycle complet de reproduction dans le lieu considéré, le mode de reproduction, le recours possible à la multiplication végétative, la quantité de semences produites, l'aptitude à la dispersion, les exigences germinatives, la compétitivité, et le niveau d'impact dans des aires naturelles. Pour une description complète des critères utilisés et de la manière dont ils sont renseignés, se reporter aux travaux d'origine correspondants (Hiebert et Stubbendieck, 1993).

Sur les 25 principales espèces ligneuses envahissantes à La Réunion, cinq présentent un impact global noté plus de 75/100 : *Hiptage benghalensis*, *Ligustrum robustum*, *Acacia mearnsii*, *Ulex europaeus* et *Psidium cattleianum* (Tableau 2.2). Les niveaux d'impact actuels les plus élevés (> 75/100) sont atteints par *H. benghalensis*, *A. mearnsii*, *L. robustum*, *P. cattleianum*, *Rubus alceifolius* et *Dichrostachys cinerea*. On relève que niveau d'impact global est supérieur à 50/100 pour 18 espèces, dont quatre sont des mimosacées.

Se basant sur des évaluations visuelles, Macdonald et al. (1991) conféraient à *P. cattleianum*, *R. alceifolius*, *L. camara*, *S. auriculatum* et *Magellanica* les niveaux d'impact les plus élevés. Ces auteurs admettaient que leurs estimations devaient être considérées comme de premières approximations. Par rapport à notre étude, leurs résultats sous-évaluent l'impact de *H. benghalensis*, *A. mearnsii* et *U. europaeus*, et ne font pas non plus référence à l'invasion de *Dichrostachys cinerea*.

Tableau 2.2. Indices d'impact des principales plantes envahissantes à La Réunion (d'après Tassin et Cazanove, à paraître).

Espèces	Indice de Hiebert	Espèces	Indice de Hiebert
<i>Hiptage benghalensis</i>	0.89	<i>Dichrostachys cinerea</i>	0.55
<i>Ligustrum robustum</i>	0.84	<i>Fuchsia magellanica</i>	0.55
<i>Acacia mearnsii</i>	0.78	<i>Syzygium jambos</i>	0.51
<i>Ulex europaeus</i>	0.78	<i>Acacia farnesiana</i>	0.5
<i>Psidium cattleianum</i>	0.76	<i>Boehmeria macrophylla</i>	0.5
<i>Schinus terebenthifolius</i>	0.70	<i>Solanum auriculatum</i>	0.47
<i>Clidemia hirta</i>	0.69	<i>Boehmeria penduliflora</i>	0.44
<i>Leucaena leucocephala</i>	0.65	<i>Tristema mauritianum</i>	0.44
<i>Rubus alceifolius</i>	0.65	<i>Prosopis juliflora</i>	0.42
<i>Ardisia crenata</i>	0.64	<i>Antigonon leptopus</i>	0.38
<i>Casuarina equisetifolia</i>	0.62	<i>Fuchsia x exoniensis</i>	0.36
<i>Fuchsia boliviana</i>	0.57	<i>Litsea glutinosa</i>	0.3
<i>Lantana camara</i>	0.57		

En Australie, *A. mearnsii* est à peu près indemne de maladies, à l'exception d'une rouille (*Uromycladium notabile*) qui forme des galles sur les gousses et les jeunes rameaux. Il y est en revanche attaqué par plus de 80 espèces d'insectes (essentiellement des lépidoptères, coléoptères, hyménoptères et hémiptères), ce qui explique qu'il n'ait pas été planté à grande échelle comme dans d'autres pays (Sherry, 1971). Comme nous avons eu l'occasion de l'observer à Frankstown au cours d'une mission, les semences sont abondamment charançonnées (Faithfull, comm. pers.). Cette forte pression d'insectes se rattache au caractère ancien des acacias bipennés (New, 1984).

Après passage d'un feu, des taches de colonisation de jeunes plantules se développent autour des semenciers détruits par le feu. La densité de plants reste très peu élevée au regard de ce que l'on observe à La Réunion et témoigne de la prédation exercée par les insectes sur les semences dans l'aire naturelle de l'espèce. Au fil des ans, la densité en *A. mearnsii* décroît alors sous l'effet de la compétition des autres plantes (ex : eucalyptus), des périodes de sécheresse, du pâturage ou des dégâts d'insectes ou de champignons (Searle, 1997), mais aussi la fermeture du couvert puisque *A. mearnsii* est une espèce héliophile (Sherry, 1971). Les arbres meurent alors sur pieds, abritant des cohortes d'arthropodes détritivores dont la plupart s'abritent sous l'épaisse écorce de l'arbre (Faithfull, comm. pers.).

Dans les zones où l'espèce s'est naturalisée et n'est plus contrôlée par des agents biologiques, la dynamique reste la même mais se traduit par des densités de population nettement plus élevées. L'impact sur le milieu est alors mal connu, mais certains éléments montrent par exemple que la biodiversité peut être affectée (Macdonald *et al.*, 1991 ; Ohara *et al.*, 1994; Voss et Sander, 1981) ou que les débits hydrologiques des rivières aux berges envahies peuvent être réduits (Dye et Poulter, 1995). A l'opposé, Srivastava relève en Inde le rôle de *A. mearnsii* dans la diminution des feux de forêt ou l'alimentation de l'écureuil géant Malabar (Srivastava, 1995). A La Réunion, une hiérarchisation de l'impact écologique des principales plantes ligneuses envahissantes positionne *Acacia mearnsii* en troisième position, derrière la Liane papillon (*Hiptage benghalensis*) et le Troène (*Ligustrum robustum* var *Walkerii*) (Encadré 2.3.).

1.6. Intérêt économique

a. Utilisation

Pratiquement dès leur installation en Nouvelle-Galles du Sud, les premiers colons exploitèrent cette essence comme bois de feu ou pour confectionner des haies mortes. Les anglais l'introduisirent alors dans plusieurs colonies (Inde, Afrique du Sud – voir plus haut) pour la production de bois. Mais les premières industries du tannin basées sur *A. mearnsii* sont nées hors d'Australie (Afrique du Sud, Brésil, Inde, Tanzanie, Zimbabwe). La haute teneur en tannins de cet acacia, qui permet une production de 3 t/ha (Sherry, 1971), a été relevée dès 1828 (Thomas, 1993). Mais c'est en 1886 et en Afrique du Sud que les premières écorces ont été commercialisées (Sherry, 1971), à la faveur d'une forte pénurie européenne (François, 1925 ; Smith, 1921). C'est donc dans un contexte très favorable qu'en 1887, des semences de cet acacia ont été importées d'Australie par la Chambre de Commerce de La Réunion (Trouette, 1898), où l'arbre était cependant présent depuis au moins 1878 selon une note de De Villèle (Smith, 1921).

Les tannins extraits sont des composés phénoliques solubles aujourd'hui utilisés pour précipiter les alcaloïdes, les gélatines et les protéines (Barbour, 2000). Ils interviennent dans la préparation des cuirs épais (chaussures, selles et autres) dont ils accroissent et stabilisent la souplesse, l'élasticité et l'imperméabilité, ou pour la préparation d'additifs anti-corrosifs ou de colles imperméables (Barbour, 2000). Ils sont davantage prisés que ceux de *Acacia decurrens* qui recèlent des matières colorantes indésirables. Par rapport au chrome aujourd'hui majoritairement utilisé, le traitement des peaux à partir de tannins végétaux assure un meilleur remplissage des fibres du cuir et lui confère de meilleures caractéristiques (Thomas, 1993).

Mais *A. mearnsii* est également cultivé pour son bois que l'on valorise comme combustible (3500 à 4500 Kcal/kg, 1,5 % de cendres, flamme claire) ou pour la production de charbon (6.600 Kcal/kg, 0,4 % de cendres), la production à 7-10 ans étant de l'ordre de 10 à 25 m³ (Hillis, 1997; Sherry, 1971). Dur et solide, le bois d'*A. mearnsii* se fend bien et prend un joli poli, mais il est peu aisé à travailler, notamment à clouer, et éclate parfois au séchage. De plus, il est sensible aux termites et aux *Lyctus* et si l'aubier s'imprègne bien, ce n'est pas le cas du bois de cœur. C'est un matériau de construction légère, utilisé en soutènement de mines ou pour la réalisation de poteaux, parquets, bardeaux et manches d'outils, plus rarement pour la fabrication de pâte à papier malgré un bon rendement (Sherry, 1971). Les feuilles ont une teneur élevée en protéines (15 %) mais sont peu appréciées du bétail (Thomas, 1993). Enfin, *A. mearnsii* est peu mellifère (Moncur *et al.*, 1991) mais produit un abondant pollen pouvant déclencher de l'asthme (Arguillère, comm. pers.).

b. Sylviculture

La plantation peut être réalisée par semis en place. La germination des graines est alors assurée par scarification préalable du tégument selon différents procédés d'immersion dans l'acide ou l'eau chaude (Bianchetti et Ramos, 1982), ou par traitement par le feu (Smith, 1921). A La Réunion, on faisait ainsi brûler des branchages fructifères recouverts d'une pellicule de terre, comme le rapportent certains vieux planteurs de géranium. Les plantules se développent rapidement et n'ont pas besoin d'être inoculées. Une culture secondaire (maïs, cultures fourragères) peut être pratiquée pendant les deux premières années (Sherry, 1971).

L'écorce croît régulièrement en épaisseur mais au profit d'une rotation optimale, on réalise des cycles courts en récoltant l'écorce dès apparition d'une moucheture blanchâtre. En plantation industrielle, la densité est de 30.000 arbres/ha pour une rotation est de 8-10 ans (Sherry, 1971) ou davantage pour une rotation plus courte (Fangji *et al.*, 1995). L'épaisseur de l'écorce récoltée est corrélée de manière positive à la température, à l'éclairement et aux ressources minérales (Sherry, 1971). Le poids en matière verte atteint généralement 15-25 kg, plus rarement 50-90 kg (Smith, 1921) par individu. La récolte consiste à écorcer les arbres en saison sèche, sur pied (François, 1925) ou après abattage (Sherry, 1971). L'écorce est ensuite entreposée dans des hangars ventilés, puis elle est découpée.

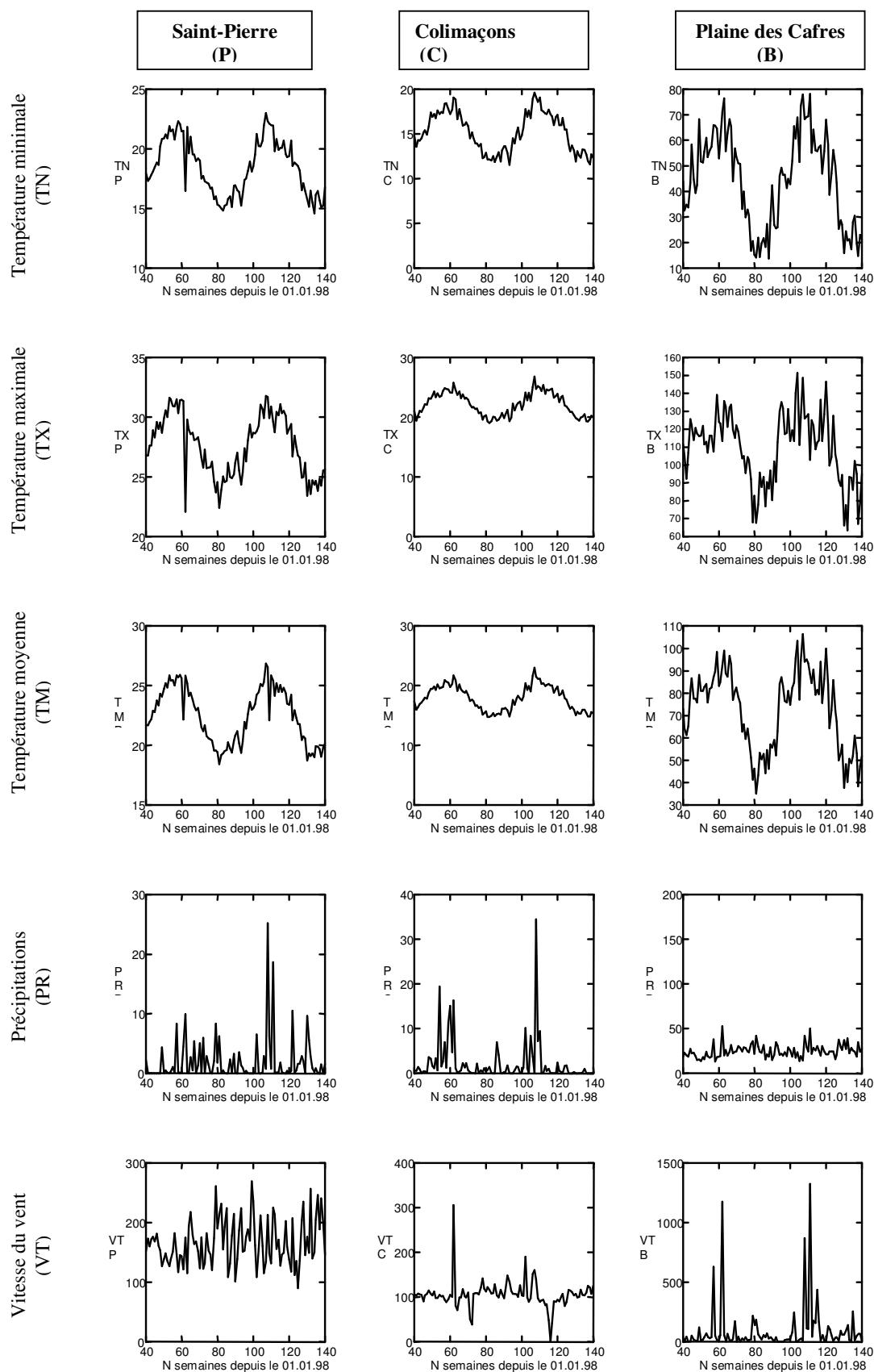
1.7. Conclusion : un ensemble de traits biologiques favorables à la colonisation de perturbations

De ce tableau des connaissances sur la biologie et l'autécologie de *A. mearnsii*, quelques éléments montrent que cette plante dispose de traits biologiques lui offrant d'importantes garanties de succès dans la colonisation des perturbations hors de son aire d'origine :

- forte allocation des ressources à la reproduction, faible taux de parasitisme des pièces reproductrices hors de l'aire naturelle, entrée en reproduction dès la troisième année ;
- semences de petite taille, qui peuvent être dispersées par les fourmis, de dormance physique durable (et variable) liée à l'épaisseur élevée du tégument, dont la levée est assurée par des chocs thermiques liés à des perturbations particulières (feu, ouverture du milieu) en relation avec son caractère héliophile ;
- forte compétitivité à l'égard des autres plantes (surface photosynthétique élevée et très tôt développée, autonomie à l'égard des ressources azotées, forte résistance aux déficits hydriques, forte pénétration racinaire, propriétés allélopathiques liées à la forte teneur en tannins) ;
- faible vulnérabilité aux agresseurs biologiques (très peu d'agents ravageurs potentiels sur l'île, résistance probable à certains pathogènes, résistance avérée à l'égard des termites).

A ceci, il faut enfin ajouter le fait d'une gamme de valorisation étendue suscitant de nombreuses actions de plantation ou, en termes plus biogéographiques, d'introduction puis de création de sites semenciers préalables à la naturalisation de l'espèce.

Figure 2.4. Variation des moyennes hebdomadaires des principaux paramètres climatiques journaliers sur les stations de St Pierre, Colimaçons, et Plaine des Cafres.



2. VARIABILITE DES CYCLES DE REPRODUCTION SELON L'ALTITUDE

2.1. Méthodologie

a. Démarche et positionnement des sites

Comme nous l'avons vu lors de l'élaboration du protocole d'étude, il s'est agi d'évaluer la variabilité altitudinale des processus de reproduction, en s'intéressant notamment à l'effet de l'altitude, et donc à l'effet combiné de la température (*Figure 2.5*), du rayonnement et de la pluviométrie sur :

- le nombre de graines par gousses,
- le déroulement sur l'année des phases de mise à fleur et de fructification,
- et enfin le nombre de gousses par arbre.

Quatre sites ont été retenus : Saint-Pierre (150 m), Notre-Dame des Champs (850 m), la Route des Tamarins (1800 m) et Piton de l'eau (2150 m). Ces sites ont, en partie, été retenus en fonction de l'aire de répartition de l'acacia : milieu de l'aire, limites supérieure (deux sites) et inférieure. Au sein de quatre taches boisées peu denses, quatre arbres relativement bien isolés des autres ont été retenus puis marqués sur chacun des sites. Leur âge, à peu près semblable, a été estimé à 5-8 ans. Le relevé de la phénologie et le suivi de la pluie de graines se sont étalés du 28 septembre 1998 (début de la semaine 40 de l'année 1998) au 18 septembre 2000 (début de la semaine 38), soit un ensemble de 100 semaines.

b. Recueil des données météorologiques²

Le site de St Pierre a été renseigné pendant toute ces périodes par des données météorologiques recueillies à la station automatique du CIRAD de Saint-Pierre. Au site de Notre-Dame des Champs correspondent les données recueillies sur la station du CIRAD proche de Colimaçons. Pour les deux sites situés les plus en altitude, il a été plus difficile de disposer de données proches. Le site de Piton de l'eau est renseigné par la station de Météo-France qui se trouve au gîte du Pas de Bellecombe. Par contre, aucune station ne se trouve à proximité de la Route des Tamarins et, moyennant les précautions d'utilisation qui s'y rattachent, il faut considérer que ce site est lui-même renseigné par les données recueillies sur la station de Colimaçons.

Sur chacune des trois stations, cinq paramètres climatiques journaliers ont été utilisés : la température minimale (TN), la température maximale (TX), la température moyenne (TX), les précipitations (PR) et la vitesse du vent (VT). Les trois premiers paramètres sont exprimés en °C. Les deux suivants correspondent respectivement à des millimètres et au nombre de kilomètres de « vent passé³ ». L'ensemble de ces données a ensuite été transcrit en moyennes hebdomadaires (*Figure 2.4.*).

c. Variation altitudinale du nombre de graines par gousse

Six sites différents situés à diverses altitudes espacées entre 850 m et 2000 m ont été retenus pour évaluer la variation altitudinale du nombre de graines par gousse. L'altitude a été mesurée à l'aide d'un altimètre électronique. Pour chaque site, 100 gousses ont été prélevées sur quatre arbres différents, à raison de 25 gousses par arbre, puis ramenées à Saint-Pierre pour dénombrer les graines.

A titre de comparaison, une estimation du nombre de graines par gousses a été conduite avec *A. dealbata* sur deux sites du massif de la Fournaise : Bois-Court (1400 m), et Bourg-Murat (1500 m).

² Les données du CIRAD ont été fournies par Jean-Louis Chopart et celles de Météo-France par Hubert Quételard. Un modèle de variation altitudinale de la température a été fourni par Jean-Louis Chopart.

³ L'expression « vent passé » correspond au produit vitesse de vent x temps.

Ces arbres venaient juste d'achever leur fructification et quasiment aucune gousse n'était plus présente sur les rameaux. Là encore, 25 gousses ont été prélevées sur quatre arbres différents pour chacun des deux sites. En complément, au pied de chacun de ces 2 x 4 arbres, le nombre de gousses a été dénombré sur une placette de 1 m x 1 m.

d. Variation altitudinale de la phénologie de la reproduction

Sur chacun des 16 (4 x 4) arbres marqués et pendant toute la durée du suivi, nous avons observé la phénologie une fois tous les 15 jours. Elle a été évaluée en densité de l'enveloppe externe du houppier représentée par chacune des phases. Les pièces florales ne sont en effet présentes que sur cette partie de l'arbre. Cinq classes ont été distinguées pour chaque phase : absence, moins de 25 %, 25-50 %, 50-75 %, et 75-100 % de l'enveloppe externe du houppier. Les arbres étant relativement isolés comme précisé plus haut, la floraison se manifestait sur l'ensemble du houppier, contrairement aux situations de peuplements denses où seules les parties éclairées du houppier présentent des fleurs.

Les observations ont été conduites en début de matinée pour éviter autant que possible un temps couvert qui gêne alors considérablement les observations. Au demeurant, sachant que la floraison s'établit du bas vers le haut de l'arbre, les observations réalisées en début de cycle de floraison restaient bien sûr les plus aisées. Les stades phénologiques distingués sont les suivants : capitules fermés, capitules ouverts, nouaison, formations de gousses, maturation des gousses avant déhiscence, maintien de la gousse après déhiscence. Ce dernier stade a été distingué car la déhiscence des gousses se produit le plus souvent sur l'arbre, sauf si le vent précipite la chute de gousses.

e. Analyse du processus de déhiscence de la gousse

La déhiscence de la gousse s'opère selon une ligne de suture et se manifeste avant l'abscission du pédoncule. Elle apparaît donc liée à des facteurs externes. Nous supposons qu'elle est liée à l'hygrométrie ambiante, particulièrement au dessèchement de l'air qui produit une rétraction des tissus de part et d'autre de la ligne de suture et déclenche l'ouverture de la gousse. L'observation à la loupe binoculaire d'une goutte d'eau déposée sur une gousse fait en particulier apparaître le rôle fonctionnel du fin tomentum présent sur la face externe des valves. Aussitôt au contact des poils de la gousse, une goutte d'eau venant d'être déposée s'étale immédiatement dans toutes les directions, y compris dans le sens opposé à la gravité si cette gousse est maintenue verticalement. La capacité d'adsorption du tomentum apparaît donc élevée. Considérant que cette particularité intervient probablement dans un processus de déhiscence, il devenait alors intéressant de tester l'hypothèse selon laquelle la déhiscence ne se déclencherait qu'en situation d'alternance de pluie et d'ensoleillement.

Un examen préliminaire des facteurs déclenchant l'ouverture des gousses a alors été réalisé en trempant pendant 30 mn quatre lots de 50 gousses venant d'être récoltées et correspondant au stade précédent celui de la déhiscence (couleur vert jaune à brun, tissus encore faiblement lignifiés), puis en les égouttant et en les plaçant pendant 16 heures dans une étuve maintenue à 40 °C. La manipulation a été renouvelée chaque jour et comparant à une opération similaire témoin pour laquelle aucun trempage des gousses n'a été réalisé.

f. Etude de la pluie de graines

Sous le houppier de chacun des 16 arbres suivis, une toile moustiquaire de 1 m x 1 m a été tendue à 20 cm au-dessus du sol au moyen de 4 piquets. Tous les 15 jours, les gousses présentes ont été rassemblées dans un sachet pour faire l'objet d'un dénombrement à Saint-Pierre, mais les graines libres présentes sur la toile ont été dénombrées sur place. Ceci permet d'éviter de compter comme graines libres des graines contenues dans des gousses déjà au moins partiellement ouvertes et qui se seraient libérées au cours du transport. N'ont été prises en compte que les gousses constituées, et non

les gousses tombées très tôt au cours de leur développement. Les gousses présentant des traces de prédation ont été comptabilisées de manière spécifique. Ces gousses apparaissent alors localement déchiquetées, généralement dans la partie la plus proche du pédoncule où les graines sont les plus tendres et manifestement les plus appréciées.

2.2. Variation du nombre de graines par gousse

a. Résultats de l'échantillonnage altitudinal sur *A. mearnsii*

L'effet de l'altitude sur le nombre de graines par gousse est particulièrement marqué et dessine une courbe en cloche (*Figure 2.6*). L'analyse de la variance montre que l'effet de l'altitude est sur ce point significatif ($p = 0.030$) et se manifeste par une variabilité inter-sites altitudinaux s'élevant à 38.5 % de la variabilité totale du nombre de graines par gousse. Les valeurs les plus élevées (10.3 et 10.6) ont été respectivement relevées à 1350 et 1450 m. Elles correspondent à un taux de fécondation des ovules particulièrement élevé puisque le nombre de ces derniers dans chaque ovaire est de 12 à 14 (Moncur *et al.*, 1991). Au cours de trois saisons d'observation, Grant et ses collaborateurs n'ont eux-mêmes observé, au sein d'une population naturelle de *A. mearnsii* dans les Nouvelle Galles du Sud (Australie), qu'un taux moyen de 4.7 à 5.8 graines par gousse (Grant *et al.*, 1995). Les données de Moffette et Nixon, citées par les précédents auteurs et portant sur des peuplements observés en Afrique du Sud, présentent une moyenne de 7.8 graines par gousse. Cette valeur correspond pratiquement à la plus petite valeur moyenne observée dans notre échantillon de relevés, pour une altitude de 2000 m. De ces éléments, il ressort que *A. mearnsii* présente à La Réunion un nombre moyen de graines par gousses élevé si l'on se réfère à d'autres situations connues, particulièrement à mi-altitude.

Il apparaît délicat de conclure quand à l'explication de cette variabilité altitudinale, au-delà du simple fait que les facteurs environnementaux (température, hygrométrie de l'air) entrent probablement en jeu pour une grande part dans le succès de la germination *du* (Moncur *et al.*, 1991) ou *des* (Grant *et al.*, 1995) tubes polliniques en jeu. Le succès de la fécondation des ovules apparaît maximal dans une bande altitudinale située de part et d'autre de 1300 m d'altitude, où sont manifestement réunies des conditions de température et d'humidité optimales pour le développement de l'espèce.

Figure 2.5. Variation altitudinale de la température sur la côte sous le vent de La Réunion
(Source : Chopart, CIRAD).

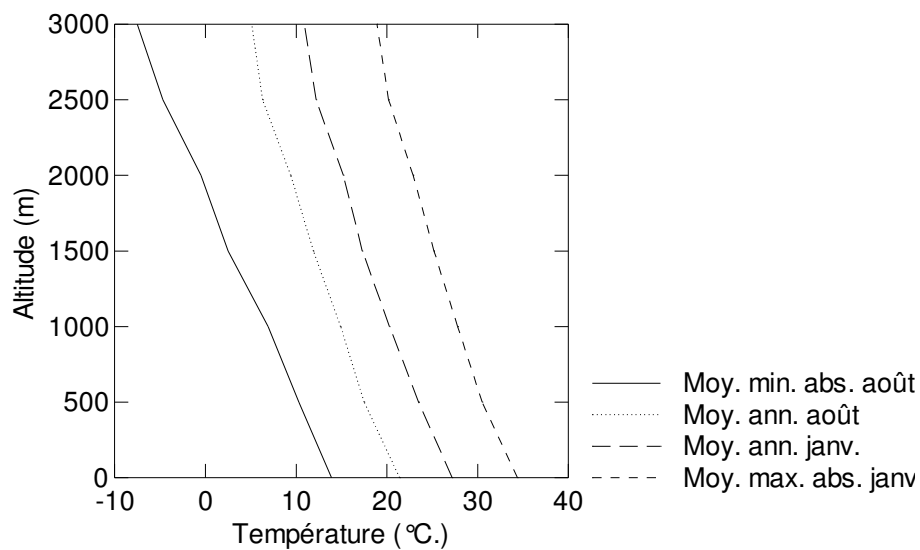
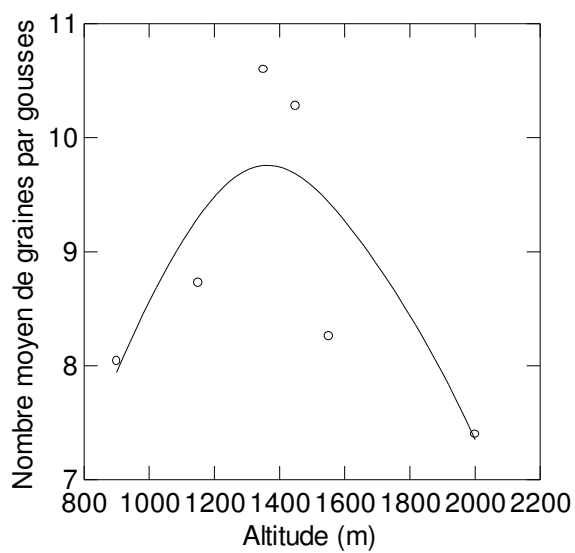


Figure 2.6. Variation altitudinale du nombre de graines par gousse.

Moyenne calculée sur 100 gosses pour chacun des 6 points. Lissage DWLS, tension = 0.5.



b. *Éléments de comparaison avec A. dealbata*

En comparaison, le nombre de graines par gousse de *A. dealbata* n'est que de 4.5 ± 1.8 à Bois-Court (1350 m) et 3.3 ± 1.6 à Bourg-Murat (1580 m). Soit un nombre de 3.91 ± 1.83 graines par gousses pour l'ensemble des deux sites, tenant compte toutefois du fait que les valeurs moyennes sont significativement différentes pour les deux sites ($t = 4.940$, $p < 0.0005$). Ces valeurs restent nettement inférieures à celles observées pour *A. mearnsii*, tout au moins aux altitudes considérées.

Ces faibles valeurs sont à mettre en parallèle avec le faible niveau de production de gousses de *A. dealbata* recueillies en fin de fructification au pied des mêmes arbres. En l'absence de différence significative entre les deux sites ($p = 0.561$) en raison d'une forte variabilité inter-arbres, on peut rassembler les arbres des deux sites pour lesquels on relève alors 99.0 ± 91.1 gousses par mètre carré au sol. Ces valeurs restent, nous le verrons plus loin, très inférieures à ce que l'on observe avec *A. mearnsii*. A ce stade d'observation, on peut émettre l'hypothèse (qu'il faudrait confirmer par la mise en place d'une étude complémentaire sur *A. dealbata*) que les deux espèces ont des niveaux d'allocation des ressources à la reproduction dont l'écart semble-t-il élevé pourrait expliquer le fait que *A. dealbata* est une espèce nettement moins colonisatrice des perturbations, bien que très proche de *A. mearnsii* au plan phylogénétique.

2.3. Variation altitudinale de la floraison

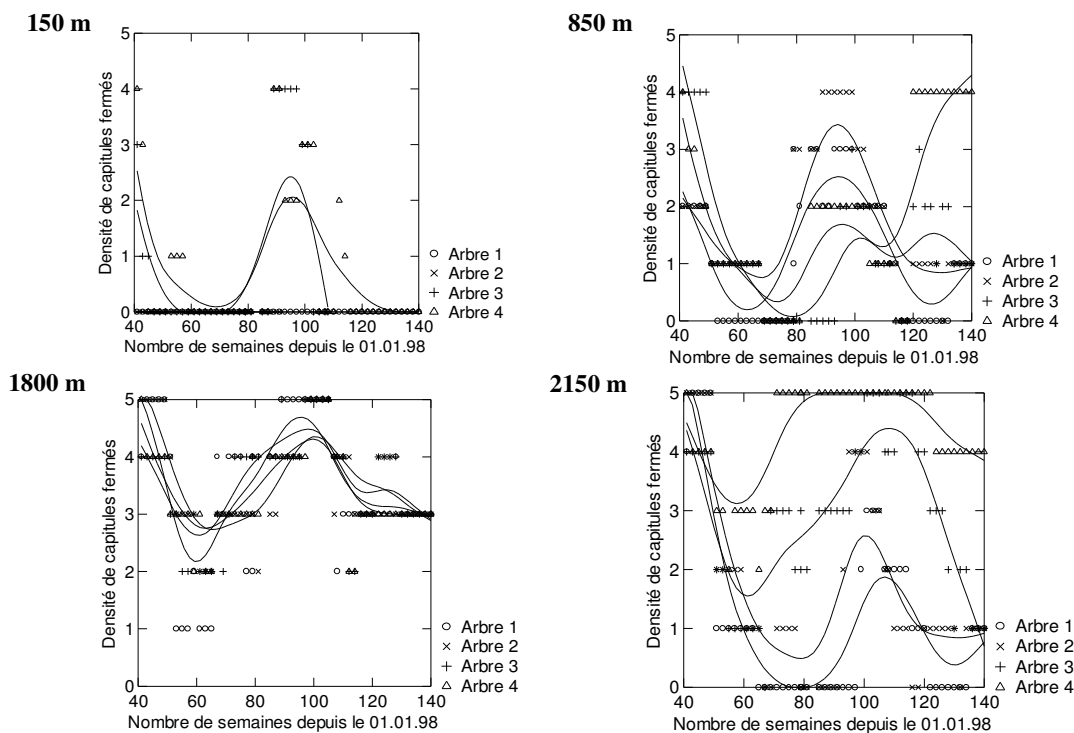
a. *La densité de formation des capitules met en évidence un gradient altitudinal marqué*

Le pic de présence de capitules encore fermés se manifeste de manière à peu près synchrone pour l'ensemble des quatre sites étudiés, entre les semaines 99 et 101, c'est-à-dire entre le 15 novembre et le 5 décembre 1999 (*Figure 2.8.*). Cette période correspond à un réchauffement des températures, au sortir de la période la plus fraîche de l'année. A l'inverse, un minimum se manifeste lors du relevé de la semaine 67, soit du 5 au 11 avril 1999. Sur l'ensemble de la période couverte par le suivi, un gradient altitudinal se dessine, la station de Piton de l'eau, la plus élevée en altitude (2150 m), présentant la plus forte densité de capitules fermés. Si la date de formation des fleurs, remarquablement synchrone, apparaît indépendante du positionnement des sites, il n'en est donc pas de même de l'abondance ou de la densité de cette floraison qui augmentent avec l'altitude. On observe notamment qu'à l'altitude peu élevée de Saint-Pierre (150 m), l'induction florale n'est assurée que faiblement puisque la densité en capitules ne dépasse pas 25 %.

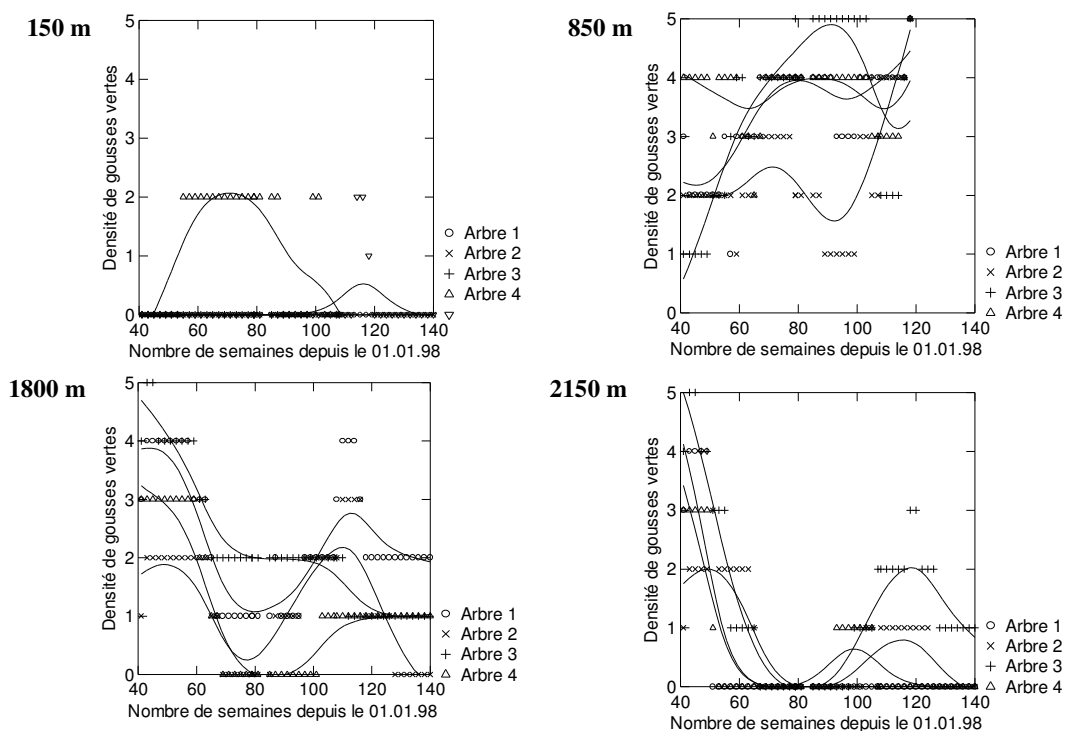
L'explication physiologique des processus en jeu déborde le cadre de cette thèse, mais on peut néanmoins émettre l'hypothèse d'une induction florale gouvernée par le froid. Ceci constituerait l'un des éléments d'explication à la faible floraison observée sur les arbres de basse altitude. Il est en outre intéressant de confronter les données climatiques réunionnaises observées à 2150 m d'altitude, où la floraison est maximale, à celles de la région d'origine de la plante. A cette altitude, la température moyenne minimale absolue du mois le plus froid (août) est de 4.1 °C. Elle est comprise entre 3 et 6 °C. pour le mois de Juillet, mois le plus froid au Sud de l'Australie, dans les Nouvelle-Galles du Sud et l'Etat de Victoria. La limite supérieure du front actuel de colonisation de *A. mearnsii* semble donc correspondre aux conditions de vernalisation que rencontre la plante dans son aire d'origine. Il n'est donc pas surprenant que la formation de capitules y soit maximale. Les limites australiennes de 3 et 6 °C correspondent aux altitudes 2350 m et 1800 m à La Réunion. Ceci pourrait expliquer le positionnement de la courbe de densité de capitules fermés de la Route des Tamarins (1800 m), proche de celle de Notre-Dame-des-Champs (850 m) dans la mesure où dans ces deux cas, la période correspondant aux températures fraîches requises pour l'induction florale serait trop courte pour concerner l'ensemble du houppier. Il faut en effet rappeler ici que le processus de floraison ne s'établit que progressivement du bas vers le haut de l'arbre et non pas de manière simultanée sur l'ensemble du houppier.

Figure 2.7. Variabilité phénologique inter-arbres sur les quatre sites d'études (150 m : Saint-Pierre, 850 m : Notre-Dame-des-Champs, 1800 m : Route des Tamarins, 2150 m : Piton de l'Eau).

(a) Densité de capitules fermés



(b) Densité de gousses vertes



On relève enfin que sur les deux sites les plus hauts, la production de capitules peut s'établir toute l'année, au moins sur certains arbres et y compris à des densités qui peuvent être très faibles. Cela offre un fort contraste avec les données australiennes selon lesquelles la floraison de *A. mearnsii* s'étale sur deux mois seulement, avec une durée de floraison moyenne de floraison de chaque arbre égale à une vingtaine de jours seulement (Fairley et Moore, 1989; Moncur *et al.*, 1991). Il semble donc qu'au-delà de l'effet de contrôle de l'abondance de la floraison par des parasites ou ravageurs dans la zone d'origine d'*A. mearnsii*, il existe d'autres facteurs environnementaux pesant sur la durée de la floraison de cette espèce.

b. Une variabilité inter-arbres élevée

Au stade de formation des capitules, on observe une forte variabilité entre les arbres étudiés sur un même site, à l'exception de celui de la route des Tamarins (*Figure 2.7.*). Les arbres apparaissent synchrones au sein d'un même site mais la densité de formation de capitules diffère d'arbre en arbre. Il est délicat d'interpréter cette variabilité qui peut être due à d'autres facteurs du milieu, par exemple :

- une hétérogénéité des ressources hydriques et minérales en relation avec l'hétérogénéité pédologique des sites très élevée à La Réunion (Perret, comm. pers.),
- des aspects d'ordre microclimatique (plus ou moins grande exposition à l'ensoleillement ou au vent),
- une différence d'âge entre les arbres, qui ne serait pas décelable visuellement.

On remarque qu'à Saint-Pierre, où l'on se situe dans la limite inférieure des conditions de floraison, deux des quatre arbres n'ont pas formé de capitules sur l'ensemble de la période d'observation. Sur le site de la route des Tamarins, on relève d'autre part, en anticipant ici sur les stades phénologiques suivants, que l'homogénéité des arbres à l'égard du stade *capitules fermés* disparaît à d'autres stades, par exemple au stade *gousses vertes* (*Figure 2.7.*). Pour ce même stade, on observe que les arbres sur un même site deviennent moins synchrones au fur et à mesure de l'avancée du processus de fructification, ce qui concourt à l'étalement de la production de gousses dans le temps. Ceci se traduit évidemment, comme on le verra plus loin en abordant les pluies de graines, à étaler également dans le temps la mise à disposition de graines au sol.

c. Ouverture des fleurs : un gradient altitudinal encore bien présent

Conformément à ce qui a été observé pour la formation de capitules, le pic correspondant à l'ouverture des capitules se manifeste de manière relativement synchrone et met à nouveau en évidence un fort gradient altitudinal (*Figure 2.9.*). On observe tout d'abord un élément anormal en comparant les figures 2.8 et 2.9 car sur le site de la route des Tamarins (1800 m), la densité de capitules ouverts est supérieure à celle des capitules fermés. Il est probable que la forte nébulosité de cette zone conduit à sous-évaluer la densité de capitules fermés. En effet, ce stade reste peu visible lorsque l'on observe les arbres avec en arrière-plan un fond de couverture nuageuse.

Le deuxième élément marquant porte sur le site de Piton de l'eau (2150 m), dont l'allure de la courbe se distingue nettement des autres (*Figure 2.9.*). On relève d'une part un retard à l'éclosion des boutons floraux par rapport aux autres sites, d'autre part un pic d'éclosion présentant une forme très écrasée. Ce retard à l'éclosion peut être imputé aux températures fraîches de ce site qui retarde les processus de développement floral. L'écrasement du pic d'ouverture des capitules est quant à lui manifestation dû à une chute précoce d'une partie des capitules. Les pointes de vent qui s'observent à la période correspondante (*Figure 2.4*) à la Plaine des Cafres, non loin du site étudié, fournissent un élément d'explication tout à fait satisfaisant pour expliquer ce phénomène.

Figure 2.8. Evolution de la densité en capitules fermés sur l'enveloppe externe du houppier pour chacun des quatre sites étudiés.

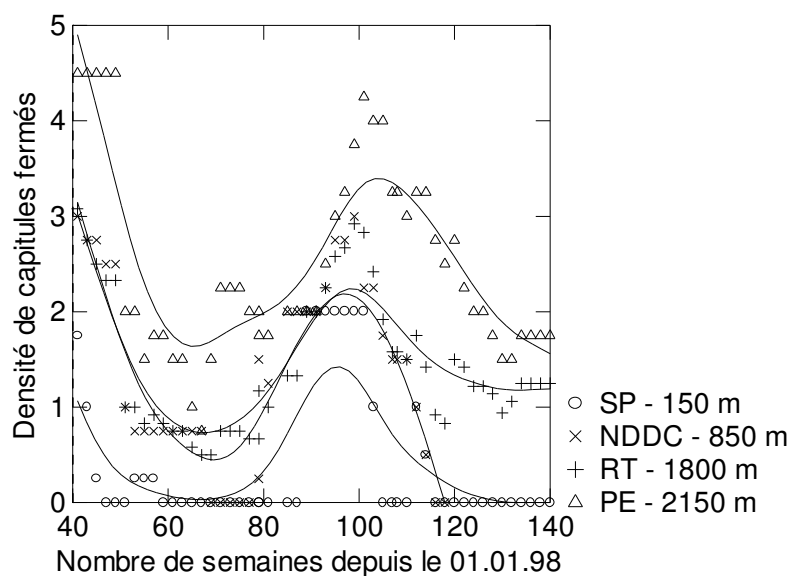


Figure 2.9. Evolution de la densité en capitules ouverts sur l'enveloppe externe du houppier pour chacun des quatre sites étudiés.

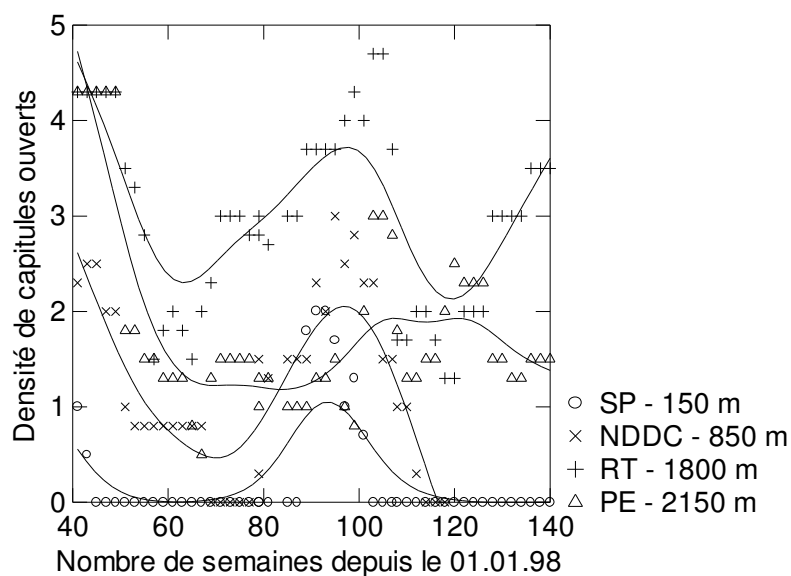


Figure 2.10. Evolution de la densité de fruits au stade nouaison sur l'enveloppe externe du houppier pour chacun des quatre sites étudiés.

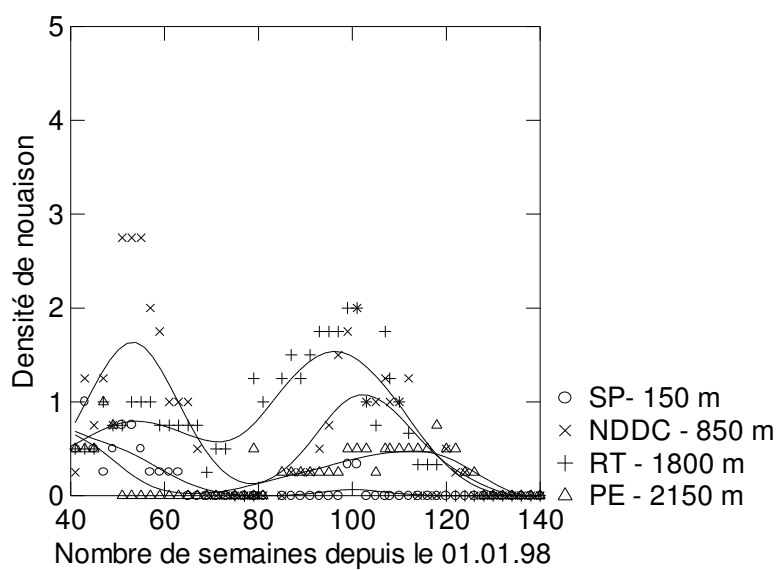
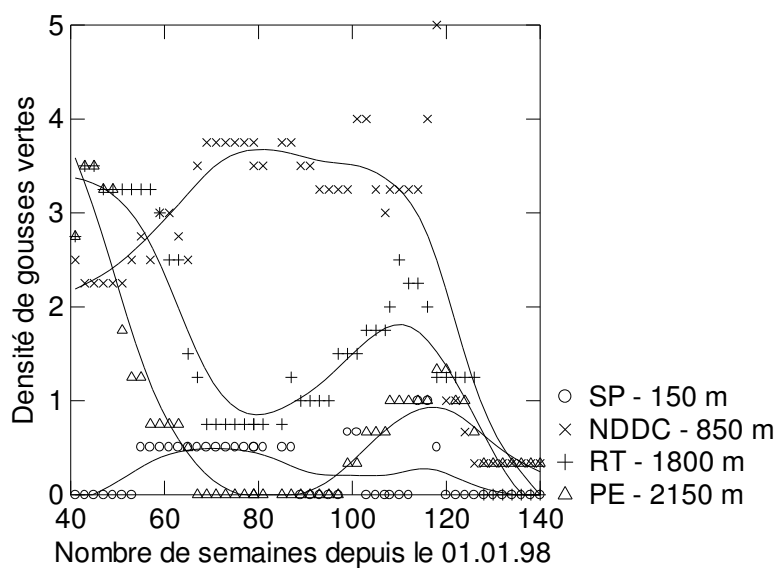


Figure 2.11. Evolution de la densité de gousses vertes sur l'enveloppe externe du houppier pour chacun des quatre sites étudiés.



2.4. Variation altitudinale de la fructification

a. *Le stade de la nouaison : un stade-clé difficile à appréhender*

Les données portant sur la nouaison font apparaître une variabilité interannuelle dans la mesure où, pour un même site, les pics ne sont pas de même ampleur entre deux cycles phénologiques. Une forte nouaison est notamment observée à Notre-Dame des Champs entre le 15 décembre 1998 et le 8 février 1999, ainsi que sur le site de la Route des Tamarins du 2.11.99 au 02.01.00. Ces données sont cohérentes avec l'absence de pointes de vent à cette période. Les faibles valeurs représentées par le site de Piton de l'eau concordent quant à elles avec la faible densité de fleurs écloses. A Saint-Pierre enfin, la densité de nouaison apparaît très faible, compte tenu d'abord de la faible production de fleurs, mais également de la constance des vents sur l'ensemble de l'année. Sur ce même site, la densité de nouaison se révèle ainsi beaucoup moins élevée que la densité de fleurs ouvertes (*Figures 2.9 et 2.10*). On observe enfin que sur le site de Notre-Dame des Champs, la pointe de vent observée dans la première partie du suivi (*Figure 2.4*) se traduit par une chute brutale de la densité de nouaison.

Ces données et les interprétations qui en sont faites sont néanmoins à considérer avec précaution car la nouaison constitue un stade fugace et peu aisé à observer sur *A. mearnsii*. Il est donc difficile d'envisager que dans ce cas précis, ces données ne soient pas entachées d'erreurs liées à l'observation, la fréquence de passage restant insuffisante pour bien décrire ce stade fugace.

b. *Formation de gousses*

La courbe de formation de gousses vertes de Notre-Dame des Champs se distingue très nettement des trois autres (*Figure 2.11*). Les conditions de formation du fruit y sont donc particulièrement favorables, avec toutefois une forte variation interannuelle. Des gousses y sont observées durant toute la durée d'observation. Une variabilité entre arbres est néanmoins constatée puisque par exemple pendant la période allant de la semaine 124 (09.05.00) à la semaine 142 (11.09.00), seul un arbre sur quatre a produit des gousses, au demeurant sans aucune interruption.

Les allures des courbes illustrant l'évolution de la densité de formation des gousses vertes montrent, contrairement aux phases de floraison, une faible synchronicité entre les sites. Seules les allures des courbes de la Route des Tamarins et du Piton de l'eau, tous deux situés les plus en altitude, sont similaires. Cela montre qu'à l'échelle de la côte sous le vent, la production de semences constitue un processus quasiment pérenne. Ce point est essentiel dans la mesure où il maximise les possibilités de dispersion à cette même échelle, qu'il s'agisse d'une dispersion par des agents abiotiques (cyclones, ruissellement après de fortes pluies) ou biotiques (oiseaux). Ces éléments seront examinés plus avant dans la partie traitant de la dispersion de l'espèce. Enfin, de manière non surprenante et conformément aux observations faites sur les stades phénologiques précédents, la fructification reste très basse à Saint-Pierre.

On relève à nouveau une anomalie pour le site de Notre-Dame des Champs, où les densités de gousses vertes apparaissent plus élevées que les densités de capitules. Cela renvoie à nouveau à la difficulté d'observer avec la même acuité des stades qui n'offrent pas la même visibilité.

c. *Maturation des gousses : avant déhiscence*

Globalement, on observe une réduction très sensible de la densité de gousses avec la maturation pour l'ensemble des sites (*Figures 2.12 et 2.13*). Le site de Saint-Pierre se distingue très nettement des autres puisque aucune gousse ne parvient à maturité. A l'opposé, le site de la Route des Tamarins se caractérise par la présence permanente de gousses mures, en permanence visibles sur l'un au moins

des arbres. Sur le premier cycle d'observation, on observe un décalage des pics de maturation des gousses dans le sens Piton de l'Eau, Notre-Dame-des-Champs et Route des Tamarins qui correspond à un gradient sud-nord, et donc à une diminution des ressources hydriques. On relève d'autre part un bon recouvrement entre l'évolution de la densité de gousses matures et celle de la température sur les différents sites.

Les pics de densité des gousses matures apparaissent aux périodes suivantes : semaines 57 (soit du 25 au 31 janvier 1999) et 122-124 (du 24 avril au 14 mai 2000) pour Piton de l'eau ; semaines 61-63 (du 22 février au 14 mars 1999), puis 107-110 (du 10 janvier au 6 février 2000) pour Notre-Dame-des-Champs ; puis semaines 63 (du 8 au 14 mars 1999), puis 130-142 (19 juin 2000 et au-delà) pour la Route des Tamarins.

A ce stade, une réduction de la production de gousses matures semble se manifester aux deux extrémités du gradient altitudinal, si on compare les deux sites correspondants aux deux autres :

- aux altitudes les plus basses (ex : Saint-Pierre, 150 m), la reproduction est limitée par une induction florale faible et probablement des ressources hydriques insuffisantes pour assurer un bon remplissage des gousses ;
- aux altitudes les plus hautes (ex : Piton de l'eau, 2150 m), la reproduction est limitée par des températures insuffisantes pour assurer une bonne maturation de l'ensemble des gousses.

d. Maturation des gousses : après déhiscence

Les allures des courbes de densité de gousses ouvertes diffèrent peu entre le stade préalable à la déhiscence et celui de déhiscence, pour l'ensemble des sites. Cependant, pour le site de Piton de l'Eau, on n'observe de gousses fermées sur aucun des quatre arbres de la semaine 67 (06.04.99) à la semaine 120 (11.04.00), alors que, pour cette même période, des gousses ouvertes restent sur au moins l'un des arbres entre les semaines 67 (06.04.99) et 101 (30.11.99). Ce long maintien des gousses sur l'arbre après la chute même des graines peut ainsi tromper l'observateur non averti sur la période pendant laquelle s'effectue la pluie de graines, si celle-ci n'est pas spécifiquement évaluée. Ceci justifie donc bien le recours à une méthode spécifique de suivi des pluies de graines, dont nous allons maintenant examiner les résultats.

2.5. Variation altitudinale de la pluie de semences

a. Observations préliminaires sur la déhiscence de la gousse

L'effet de l'alternance dessiccation-humectation au regard de celui d'une simple dessiccation est particulièrement patent (*Figure 2.14*). Les gousses mises périodiquement en étuve sans alternance avec une phase d'humectation semblent se dessécher de manière irrémédiable, sans donner lieu à l'ouverture des gousses, à l'exception de 7 % d'entre elles seulement. A l'inverse, la succession de trois phases d'humectation-dessiccation amène 41 % des gousses à s'ouvrir. Enfin, on observe qu'une simple alternance de ce type ne produit de déhiscence que sur 14.5 % des gousses.

On peut interpréter ce processus comme une adaptation de la plante à fournir une pluie de graines dans un contexte d'épisodes pluvieux récurrents jumelés à une température ambiante élevée, ce qui correspond à La Réunion à une situation de saison pluvieuse installée. Dès lors, conformément à ce qui est évoqué plus loin quant à l'effet de la taille de la semence sur la rapidité de sa germination, on peut supposer que les graines de grande taille tomberont plus rapidement au sol du fait de leur poids et entreront rapidement en germination, tandis que les graines de petite taille chuteront plus tardivement. Celles-ci, comme on le verra également plus loin, auront alors entamé un processus d'entrée en dormance si elles restent sans contact avec l'eau.

Figure 2.12. Evolution de la densité de fruits au stade gousses matures fermées sur l'enveloppe externe du houppier pour chacun des quatre sites étudiés.

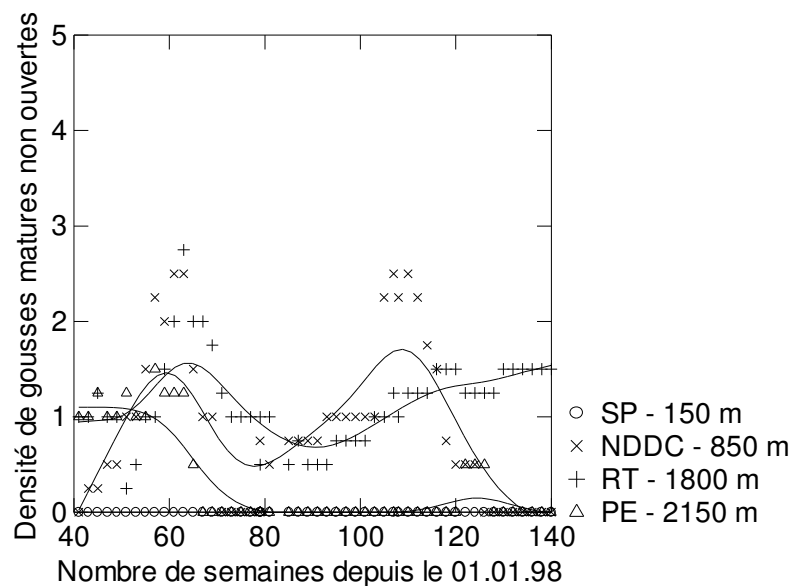


Figure 2.13. Evolution de la densité de fruits au stade gousses matures ouvertes sur l'enveloppe externe du houppier pour chacun des quatre sites étudiés.

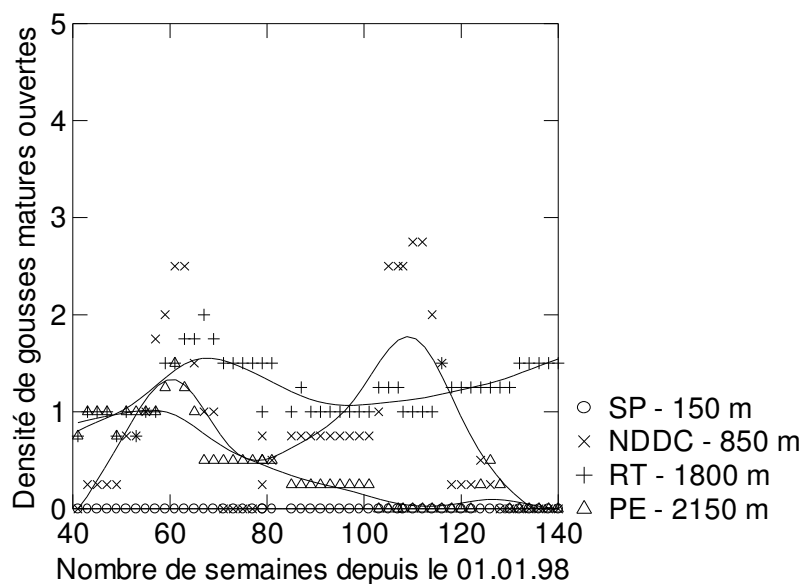


Figure 2.14. Effet de l'alternance humectation-dessiccation sur la déhiscence des gousses.
L'alternance séchage-humectation favorise l'ouverture de la gousse.

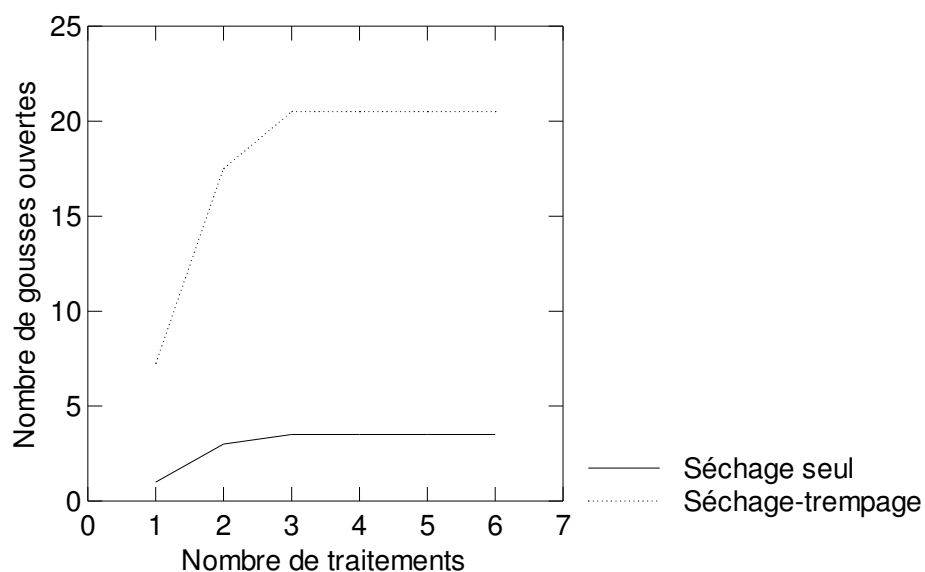
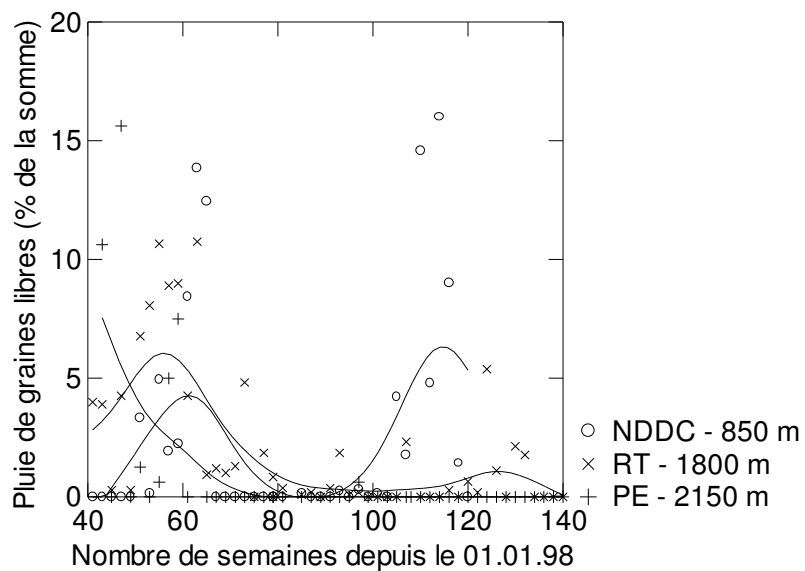


Figure 2.15. Evolution de la pluie de graines libres sur chacun des trois sites productifs étudiés.
Pour rendre les sites comparables, l'ordonnée est exprimée en pourcentage de la somme de graines libres tombées au sol sur l'ensemble de la période de suivi.



b. Pluie de graines

Si l'examen de la densité de capitules ou de gousses sur le houppier autorise la comparaison directe d'un site à l'autre, tel n'est pas le cas pour la densité de semences au sol qui se mesure en effectif dont la valeur dépend évidemment de la taille de l'arbre. En revanche, la comparaison directe devient possible si, pour chaque site, on ramène le nombre de semences au sol en pourcentage de la somme des semences cumulées sur l'ensemble de la période d'étude (*Figure 2.15*).

C'est à Notre-Dame-des-Champs que la pluie de semences est la plus élevée, avec une valeur moyenne de 404 graines/m²/an et un taux de graines libres s'élevant à 57.8 % de l'ensemble de la production de graines (*Tableau 2.3*). C'est également sur ce site que la variabilité interannuelle apparaît la moins forte (*Figure 2.15*). On observe en outre que le pourcentage moyen de graines libres le plus élevé correspond au site de la Route des Tamarins. La déhiscence des gousses sur l'arbre y serait plus fréquente que sur les deux autres sites, et l'on peut effectivement penser que l'hygrométrie varie plus fortement sur ce site en raison de la très forte nébulosité de milieu de journée dans les Hauts de l'Ouest, qui a pour effet de favoriser l'ouverture des gousses comme on l'a vu plus haut. Conformément à cette hypothèse, le site de Piton de l'eau correspond au taux de graines libres le moins élevé sur l'ensemble des trois sites étudiés.

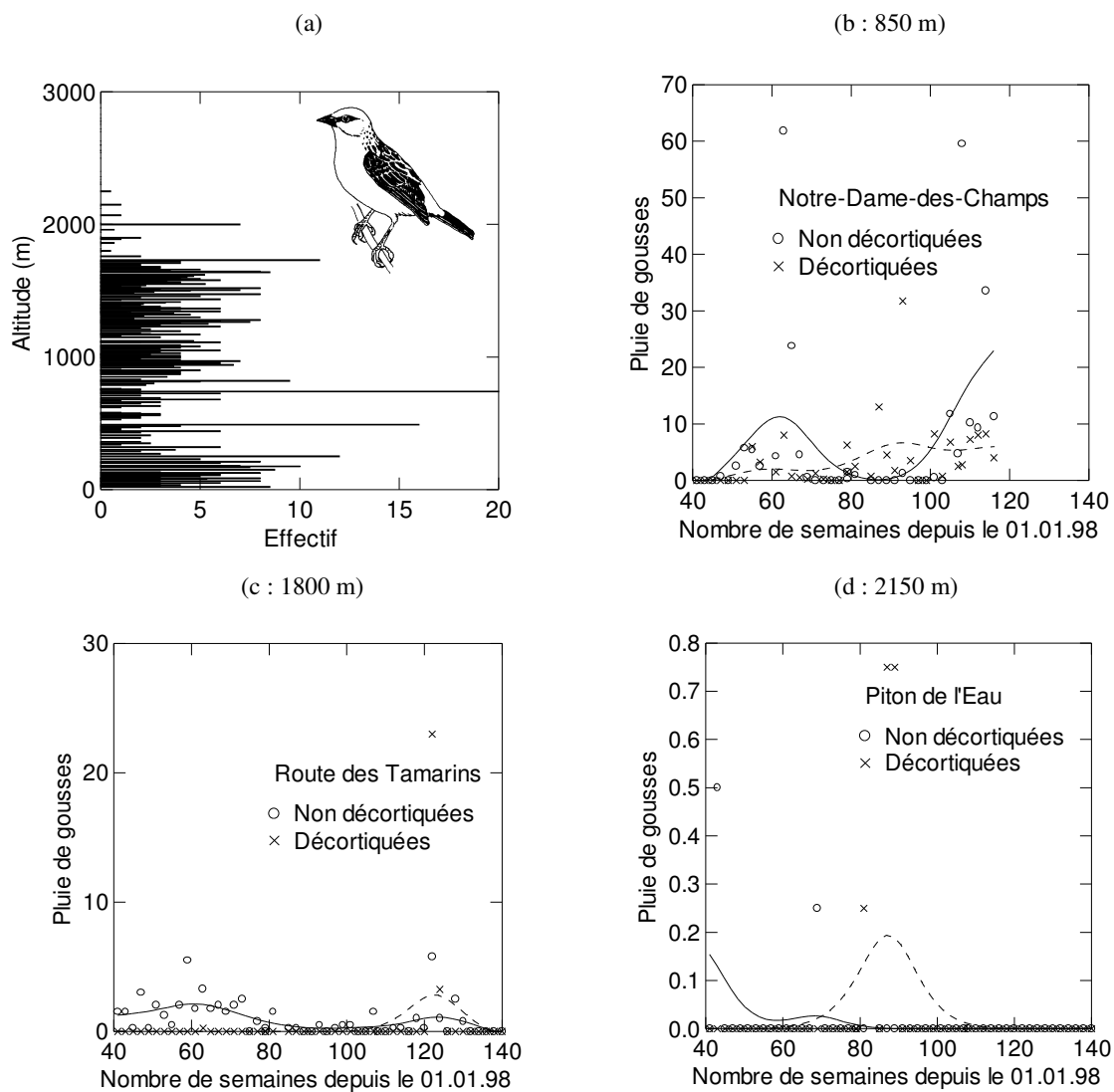
Nous ne disposons pas d'éléments permettant de comparer le devenir des graines libres à celui des graines contenues dans les gousses tant en terme de prédation, de post-dispersion que de germination. Tout au plus avons-nous pu constater que par temps pluvieux, les graines contenues dans les gousses étaient amenées à germer assez rapidement au contact des gousses gorgées d'eau. *A priori*, on peut penser que les graines libres disposent de conditions moins favorables pour germer rapidement et sont alors susceptibles d'entrer en dormance, ce qui n'est pas sans intérêt pour la colonisation de la plante.

Tableau 2.3. Pluie totale de semences sur 52 semaines et par mètre carré pour les quatre sites étudiés.

Site	Altitude (m)	Graines contenues dans les gousses	Graines libres	Total des graines	% graines libres
Saint-Pierre	150	0	0	0	-
Notre-Dame-des- Champs	850	223	181	404	57.8
Route des Tamarins	1800	45	94	139	67.8
Piton de l'Eau	2150	15	20	35	44.8

La littérature ne fournit pas d'autres données portant sur la pluie de semences de *A. mearnsii*, en particulier dans la zone d'origine. De fortes différences peuvent être enregistrées sur *Acacia* entre l'aire native et une aire d'introduction. Par exemple, la pluie de semences de *A. longifolia* est de 5.6 graines par m² dans son aire d'origine et atteint 7370 graines par m² dans la Province du Cap, en Afrique du Sud (Williamson, 1996). L'absence de prédation ou de parasitisme sur les fleurs et gousses de *A. mearnsii* à La Réunion ainsi que le fort taux de fécondation des ovules invitent à penser que pour cette espèce et au plan de la production de graines, de fortes différences se manifestent également entre l'aire d'origine et les Hauts de la Réunion.

Figure 2.16. Evolution chronologique de la pluie de gousses durant la période d'observation.
 Sur le site de Notre-Dame des champs (b), la prédation apparaît comme un processus continu, en relation avec une forte présence de Foudis de Madagascar (a), et de manière beaucoup plus épisodique sur les deux autres sites étudiés (c, d).



c. *Prédation des semences*

L'observation montre que ce sont les graines les moins mûres situées du côté du pédoncule, qui sont consommées par les oiseaux. Le premier élément marquant lorsque l'on examine la chronologie de la prédation sur les gousses (loges décortiquées sur l'arbre et graines prélevées) est le caractère très ponctuel de cette prédation sur les sites de Piton de l'eau et de la Route des Tamarins, contrairement au site de Notre-Dame des champs où celle-ci est beaucoup plus continue. Ceci peut être relié à la distribution altitudinale du Foudi de Madagascar, seul oiseau granivore présent sur les sites d'étude et disposant d'un bec suffisamment développé pour déloger les graines contenues dans les gousses (Figure 2.16). L'espèce est en effet davantage présente en moyenne altitude qu'aux altitudes élevées correspondant aux deux sites de la Route des Tamarins (1800 m) et du Piton de l'eau (2150 m).

Les pics de prédation sont situés entre le 23 août et le 6 septembre (semaines 87 et 89) à Piton de l'Eau, et durant la semaine du 25.04.00 (semaine 122) sur la Route des Tamarins. Il faut néanmoins considérer ces éléments avec précaution puisque les gousses visitées par les oiseaux peuvent persister longtemps sur l'arbre avant de chuter. La confrontation de l'évolution de la densité de gousses vertes selon les sites (Figure 2.11) et de la pluie de gousses sur les différents sites (Figure 2.16) atteste qu'il n'y a pas de concordance entre la production de gousses (et donc la prédation) et le recueil de gousses décortiquées dans les pièges.

d. *Une dispersion des graines de A. mearnsii par les oiseaux est-elle envisageable ?*

Aucune donnée de la littérature ne semble faire état des processus de dispersion de *A. mearnsii* dans son aire d'origine ou dans les territoires où il a été introduit. Par l'absence de caractères anémochores manifestes et du fait de la déhiscence de la gousse avant détachement du pédoncule, les semences (fruits et graines) de *A. mearnsii* ne présentent pas d'aptitudes particulières à la dispersion par le vent. Deux séries de relevés réalisés après grand vent le long de transects perpendiculaires à des alignements d'*A. mearnsii*, non présentés ici, ont montré que la distance de dispersion des gousses sur terrain plat ne dépassait pas 5 m pour 94.5 % d'entre elles. Aucune gousse n'a été trouvée au-delà de 12.5 m. De fait, le mode de dispersion apparaît beaucoup plus proche de la barochorie que de l'anémochorie. En revanche, les gousses flottent bien et apparaissent aisément dispersées par le ruissellement. Ainsi, de source locale, la présence d'un petit peuplement de *A. mearnsii* très en aval de la Ravine de la Rivière d'Abord (Saint-Pierre) serait consécutive au passage du fort cyclone Firinga en 1989.

Les graines de *A. mearnsii* ne disposent pas d'éléments morphologiques permettant de reconnaître une aptitude à la dispersion par les oiseaux, à la différence d'autres espèces d'acacias comme par exemple *A. melanoxylon*. Sur les lots distribués aux oiseaux élevés en cage, 78.5 % des graines fournies ont été consommées par l'Hémipode de Madagascar (*Turnix nigricollis*), 2.0 % par la Géopélie striée (*Geopelia striata*) et 0.0 % par le Foudi de Madagascar (*Foudia madagascariensis*). Aucune graine entière n'a été trouvée dans les fèces de ces trois oiseaux, mais il faut tenir compte que ceux-ci n'ont absorbé que des graines dans le cadre de l'expérimentation et qu'il n'est pas impossible que l'ingestion de matériaux végétaux puisse alors conduire à la déjection de graines viables. Au regard de ces résultats mais également du comportement alimentaire des oiseaux, l'espèce la plus susceptible de disperser des semences de *A. mearnsii* est manifestement l'Hémipode de Madagascar qui, grattant le sol pour y trouver sa nourriture, est susceptible d'ingérer des graines de *A. mearnsii* pendant toute l'année. A l'inverse, même s'il faut tenir compte que les Foudis de Madagascar qui ont été utilisés, prélevés à basse altitude, n'étaient manifestement pas habitués à consommer des semences de *A. mearnsii*, il n'en reste pas moins que la prédation des gousses par cet oiseau dans les Hauts de La Réunion porte sur des graines très certainement trop peu mûres pour résister à un passage dans le tube digestif de cet oiseau. On remarque enfin que les graines de *A. mearnsii* entreposées à Saint-Pierre ont parfois été envahies de fourmis. Il est donc possible que les fourmis participent à la dispersion des semences, le rayon d'action restant néanmoins très faible.

Figure 2.17. Effet de l'état de maturité des gousses sur la germination des graines.

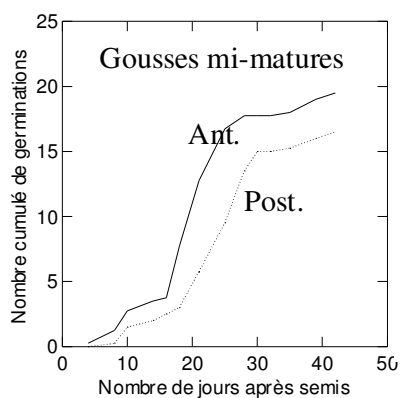
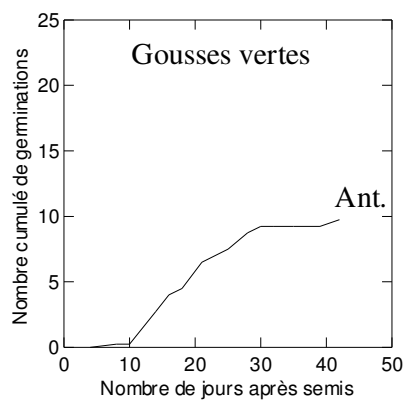
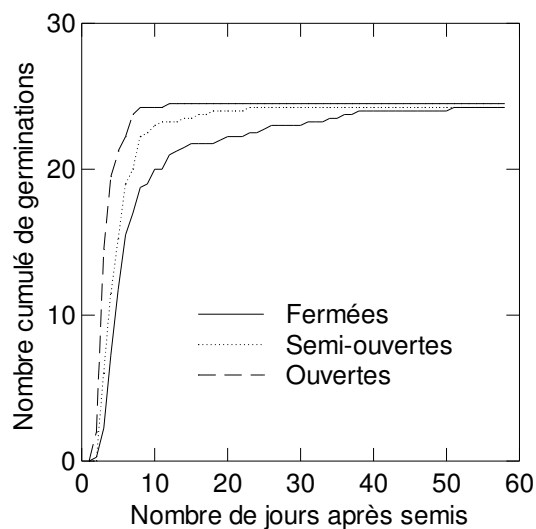
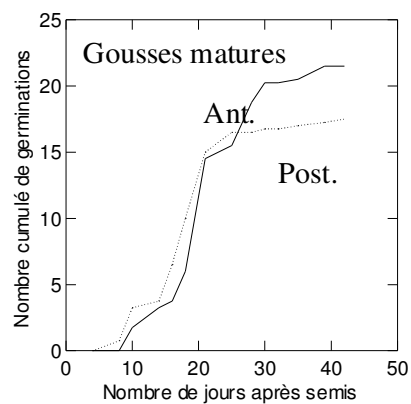


Figure 2.18. Effet de la position de la graine dans la gousse sur la germination. Ant. : partie antérieure de la gousse, opposée au pédoncule ; Post. : partie postérieure

La germination augmente avec l'état de maturation de la gousse mais également l'éloignement au pédoncule.



3. ETUDE DE LA GERMINATION

3.1. Méthodologie

Les tests réalisés ont porté sur des lots de 25 graines mis à germer sur un lit de sable stérilisé déposé dans des boîtes de Pétri et maintenu humecté pendant toute la durée des observations. Ces boîtes ont été placées dans une enceinte de germination maintenue à 28 °C. et éclairée pendant 12 h par jour. Elles ont été observées chaque jour et chaque nouvelle germination a été reportée sur une fiche correspondante. Pour chaque essai, quatre répétitions ont été réalisées.

Trois indices de germination ont été retenus pour effectuer des comparaisons entre traitements (Scott *et al.*, 1984) :

- le taux de germination, qui correspond au pourcentage de graines germées au terme d'un délai donné ;
- l'indice de germination (GI), défini par $GI = \frac{\sum TiNi}{S}$, où Ti est le nombre de jours après semis, Ni le nombre de semences germées au jour i , et S la somme des semences testées ;
- le coefficient de vélocité CV, défini par $CV = 100 \left[\frac{\sum Ni}{\sum NiTi} \right]$, où N est le nombre de semences germées le jour i et T le nombre de jours après semis.

a. Etude des effets du stade de développement de la gousse et de la position des graines au sein de la gousse sur la germination

L'effet de la maturation des gousses sur la germination des graines, qui constitue un important facteur de variabilité au sein de la stratégie de production de semences de l'espèce, a été évalué en distinguant trois degrés de maturation : état de pré-déhiscence, déhiscence en cours, et déhiscence achevée. Pour le stade pré-déhiscent, l'effet de la position des graines dans la gousse a été lui-même envisagé en séparant la gousse en deux moitiés égales, et en les désignant selon leur positionnement par rapport au pédoncule. Cette distinction se fonde sur le fait que la maturation des graines est plus avancée sur les graines se situant au côté opposé de la graine.

b. Dormance et levée de dormance

Le délai d'entrée en dormance représente une donnée importante dans la caractérisation de la stratégie de colonisation de *A. mearnsii*. Pour évaluer ce délai, un stock de semences récolté à la Plaine des Cafres a été ramené à Saint-Pierre et entreposé dans un carton non fermé. Le pouvoir germinatif des graines a été estimé en procédant à un test de germination le jour de la récolte, puis 1, 2, 5, 7, 12, 17 et 27 jours après récolte.

L'effet de la taille des graines sur la germination, autre facteur de variabilité important, a été évalué en séparant des graines fraîchement récoltées en deux lots selon que leur longueur était inférieure ou supérieure à 4.6 mm, dont on a vu plus haut que cette valeur correspondait à un seuil dans la distribution des classes de taille.

Enfin, l'effet d'un traitement thermique a été évalué en ébouillantant les graines ou en mettant le feu à un lit de paille recouvrant un lot de gousses déposé sur le sol. L'effet a été comparé à un traitement témoin pour lequel les graines n'ont subi aucun traitement particulier. Si l'effet positif d'un traitement thermique sur la germination de semences de *A. mearnsii* est connu depuis longtemps (Sherry, 1971), ce test permettait toutefois d'en mesurer quantitativement l'importance.

3.2. Résultats

a. Effet de la maturation de la gousse sur la germination

L'état de maturité des gousses n'est pas sans effet sur la germination (*Figure 2.17*). Si en effet le taux final (à 58 jours) de germination ne fait apparaître aucune différence significative entre les trois stades ($p = 0.748$), il n'en est pas de même du coefficient de vélocité CV et de l'indice de germination GI dont respectivement 93.8% et 95.3 % ($p < 0.0005$ dans les deux cas) de la variabilité sont expliqués par l'état de maturation de la gousse au sein de l'échantillon. Les valeurs moyennes de CV diffèrent entre l'état fermé des gousses et leur état semi-ouvert ($p = 0.002$), ainsi qu'entre l'état semi-ouvert et l'état ouvert ($p < 0.0005$). Il en est de même pour l'indice de germination GI ($p < 0.0005$) dans les deux cas).

Au plan biologique, cela signifie que la maturation des graines passe par une phase de dessiccation liée à l'ouverture des semences. Nous verrons plus loin que l'assèchement des semences constitue également un phénomène d'importance dans la dynamique d'entrée en dormance.

b. Effet de la position de la graine dans la gousse

On constate que la vitesse de germination d'une graine dépend non seulement de l'état de maturation de la gousse qui la contient mais également de sa position à l'intérieur de la gousse. La *figure 2.18* présente l'évolution du nombre moyen de germinations pour les trois stades de maturation distingués (vert, mi-mature, mature), selon que les graines sont situées dans la moitié postérieure (à proximité du pédoncule) ou antérieure (à l'opposé du pédoncule) de la gousse. Quelque soit le nombre de jours après semis, les germinations sont de plus en plus élevées au fur et à mesure de la maturation de la gousse, conformément à ce que nous avons observé plus haut. La maturation de la gousse et donc des graines est plus avancée dans la région antérieure que dans la partie postérieure, l'état de maturité des graines dans la partie antérieure de la gousse à un stade donné se rapproche de celui des graines présentes dans la partie postérieure de la gousse au stade suivant. On n'observe effectivement pas de différence significative entre ces stades pour le taux de germination TG et l'indice de germination GI.

Pour le taux final de germination TG, l'analyse de la variance fait apparaître une différence significative entre les graines de la partie antérieure des gousses vertes et celles de la partie antérieure des gousses mi-matures ($p = 0.004$ pour TG ; $p = 0.045$ pour GI). On observe de même une différence significative entre les graines de la partie antérieure des gousses vertes et celles de la partie antérieure ($p < 0.0005$ pour TG ; $p = 0.006$ pour GI) ou même postérieure ($p = 0.035$ pour TG) des gousses mures. Par contre, le coefficient de vélocité CV ne fait apparaître aucune différence significative.

c. Délai d'entrée en dormance

L'entrée en dormance des semences ayant atteint leur état de maturation et entreposées à l'air libre apparaît rapide (*Figures 2.19 et 2.20*). Le nombre moyen de germinations observées 60 jours après le semis, noté M_i (i étant le nombre de journées écoulées entre la récolte et le semis) décroît globalement avec i (*Figure 2.20*). Une exception est néanmoins observée avec M_5 , dont les valeurs moyennes restent inférieures à celles de M_8 jusqu'à 18 jours après semis. Le taux de germination TG et l'indice de germination GI (*Figure 2.19*) décroissent globalement avec le nombre de jours après la récolte.

Figure 2.19. Entrée en dormance des graines : évolution de l'indice de germination avec le nombre de jours suivant la récolte.

L'indice de germination des graines chute rapidement dès les premiers jours après récolte.

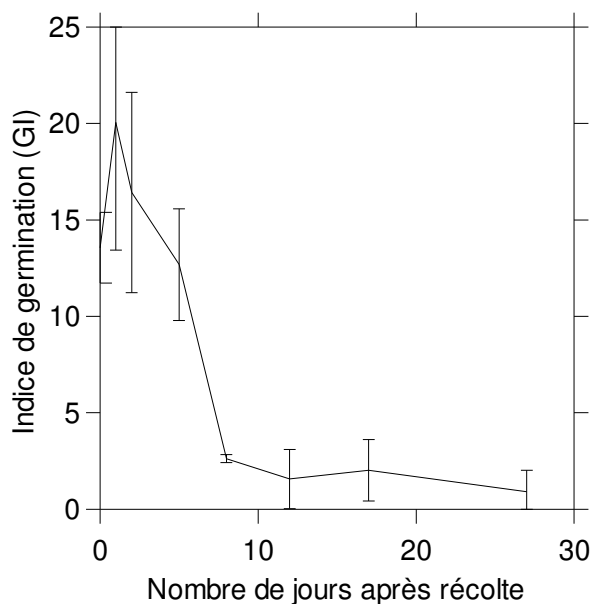
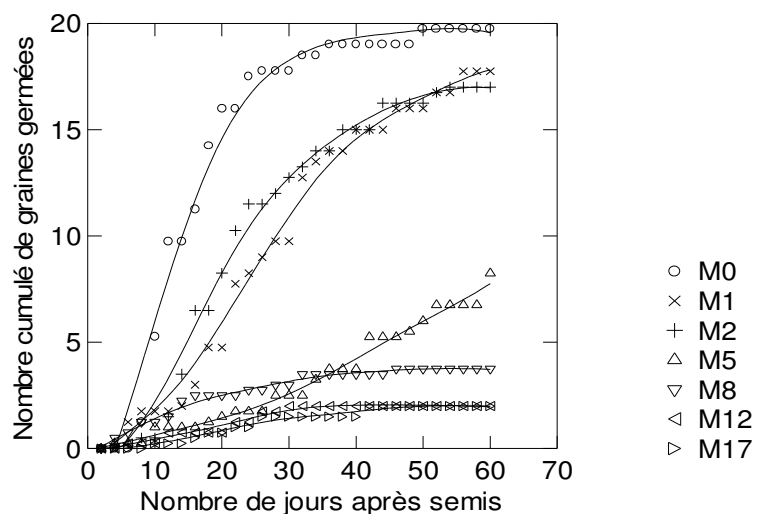


Figure 2.20. Evolution chronologique de la germination (exprimée en nombre cumulé de graines germées) selon le nombre de jours pendant lesquelles les semences ont été entreposées à l'air libre avant semis. M0, M1, M2, M5, M8, M12, M17 : moyennes des germinations cumulées après respectivement 0, 1, 2, 5, 8, 12 ou 17 jours de maintenance à l'air libre.

On observe un affaissement brutal des courbes de germination au-delà d'une période située entre 5 et 8 jours de maintenance à l'air libre, qui correspond à l'entrée en dormance d'une partie des graines.



Les tests statistiques confirment qu'un processus de mise en dormance se noue rapidement au cours des deux premières semaines suivant la récolte, plus précisément entre le deuxième et le huitième jour. On observe en effet une différence significative du taux de germination final entre le deuxième et le cinquième jour après récolte ($p = 0.017$), ainsi qu'une différence très significative de l'indice de germination GI entre le cinquième et le huitième jour ($p = 0.007$). L'abscission des pédoncules liée à la récolte des gousses précipite manifestement la dessiccation des graines et l'imperméabilisation concomitante du tégument. A partir de 12 jours, la courbe de germination est stabilisée. Les processus de mise en dormance évoluent probablement toujours mais il n'y a plus de différence significative au-delà de 12 jours après récolte. Aussi la courbe présentant le nombre cumulé de germinations 27 jours après récolte, qui se confond avec la précédente, n'est-elle pas reportée sur la figure 2.20, par souci de lisibilité.

La courbe de germination correspondant au semis réalisé 5 jours après récolte pose question. D'une part, elle laisse envisager la manifestation d'un processus biologique majeur puisqu'à partir de 8 jours se manifeste un plafond de germination dès 40 et quelques jours après le semis. Cela peut s'interpréter comme une imperméabilisation suffisante du tégument après un délai situé entre 5 et 8 jours après la récolte pour que le contact permanent avec l'eau ne suffise plus à déclencher de germination, au moins dans un délai compris entre 40 à 60 jours. Jusqu'à 5 jours au moins après la chute (ou la récolte) de la gousse, le tégument de la graine reste suffisamment perméable pour que la mise en contact prolongé avec l'eau opère pour faire jouer la pression osmotique. Au-delà, seules certaines graines (notamment les plus grosses) germent dans les premiers jours, mais toutes les autres sont devenues trop imperméables pour germer dans les délais et les conditions de l'expérimentation. On peut interpréter la forme singulière de la courbe $N = 5$ comme la manifestation d'un retard à la germination dans les premiers jours, qui a été ensuite compensé jusque dans les derniers jours du suivi. Rien ne semble justifier ce retard du point de vue expérimental. Il n'y a par exemple pas de raison de penser que pour ce test, les graines utilisées étaient plus petites que la moyenne et germaient donc moins vite. Il semble, sans trouver d'explication satisfaisante, que ce retard correspond néanmoins bien à un phénomène biologique.

Ces résultats montrent que la plante étudiée produit des semences entrant rapidement en état de dormance. Cela semble témoigner d'une stratégie de colonisation basée non pas sur la dispersion mais plutôt sur l'investissement dans une banque de semences durable, comme viendront le corroborer d'autres éléments abordés plus loin.

d. Effet de la lumière sur la germination

Conformément à ce qui était attendu, le test comparant la germination de semences dormantes exposées à la lumière 12 h par jour et à l'obscurité totale ne fait pas apparaître de différence significative entre les deux traitements pour le taux de germination ($p = 0.181$), le coefficient de germination CV ($p = 0.161$) ou l'indice de germination ($p = 0.088$). Cela confirme le fait que la germination des graines d'*A. mearnsii* est indépendante de la lumière. Les graines enfouies dans le sol sont donc, toutes conditions égales par ailleurs, autant aptes à germer que les graines non enfouies. De même, les semences sont *a priori* aptes à germer en sous-bois, et l'absence de germination observée en milieu fermé n'est donc pas liée à l'absence de lumière mais probablement à d'autres facteurs.

e. Effet de la taille de la graine sur la germination

L'effet de la taille sur l'aptitude germinative de la graine apparaît considérable. Les comportements germinatifs de deux lots de graines distingués selon un seuil de longueur de graine égal à 4.6 mm se montrent très différents (Figure 2.21). Le taux de germination (TG) et l'indice de germination (GI) diffèrent alors de manière très significative ($p < 0.0005$ pour ces deux indices) entre les deux lots.

Le coefficient de germination CV ne peut quant à lui être établi car pour deux des répétitions, le dénominateur reste nul en l'absence de germinations pendant toute la durée du suivi.

La variabilité de la taille des semences d'*A. mearnsii* constitue manifestement un point important de la stratégie de colonisation de l'espèce. En effet, le quart supérieur des graines ordonnées selon leur taille germe de manière profondément différente du reste des semences. Les valeurs des indices de germination utilisés après 15 jours de germination s'établissent dans des rapports respectifs de 1 à 21 pour TG (0.04 et 0.85) et de 1 à 8 (0.38 et 3.04) pour GI. Ainsi, les semences les plus grosses sont aptes à germer très rapidement pour prendre possession du milieu immédiatement, tandis que les autres, plus petites, germent moins rapidement et entrent plutôt en dormance. On observe que dans une récente synthèse publiée sur l'écologie des semences, 32 exemples montrent que les grosses graines germent davantage que les petites, contre 11 exemples rattachés au cas contraire (Baskin et Baskin, 2001).

Il aurait été de même intéressant d'examiner l'effet de la variabilité des teintes des graines sur la germination au sein de l'espèce *A. mearnsii*. Baskin et Baskin relèvent d'importantes différences chez des espèces du genre *Atriplex*, pour lesquelles les semences les plus foncées sont plus dormantes que celles qui sont les plus claires (Baskin et Baskin, 2001).

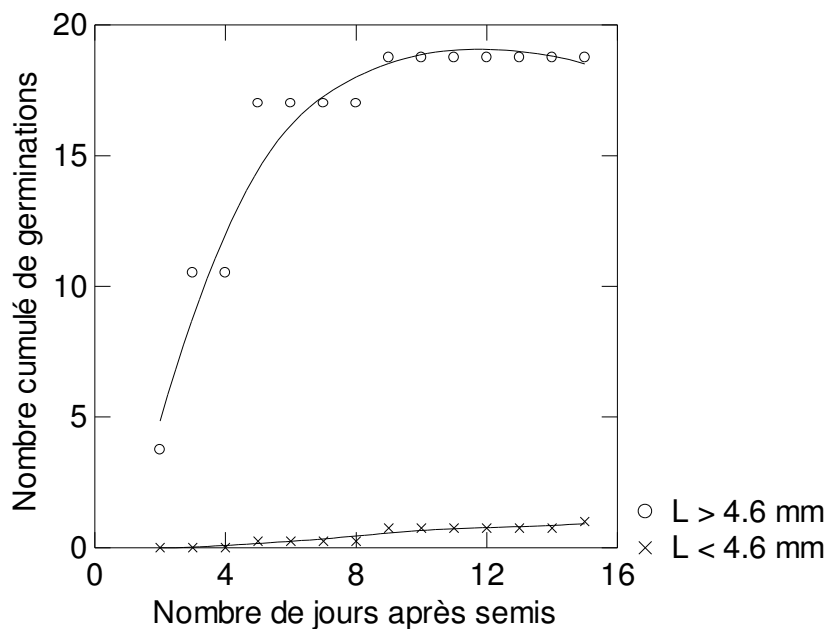
f. Effet d'un traitement thermique

Les graines ébouillantées ou disposées sous un lit de paille recouvert d'une pellicule de terre, conformément aux pratiques traditionnellement utilisées à La Réunion pour réaliser une première jachère d'*A. mearnsii*, germent mieux que sans traitement (*Figure 2.22*).

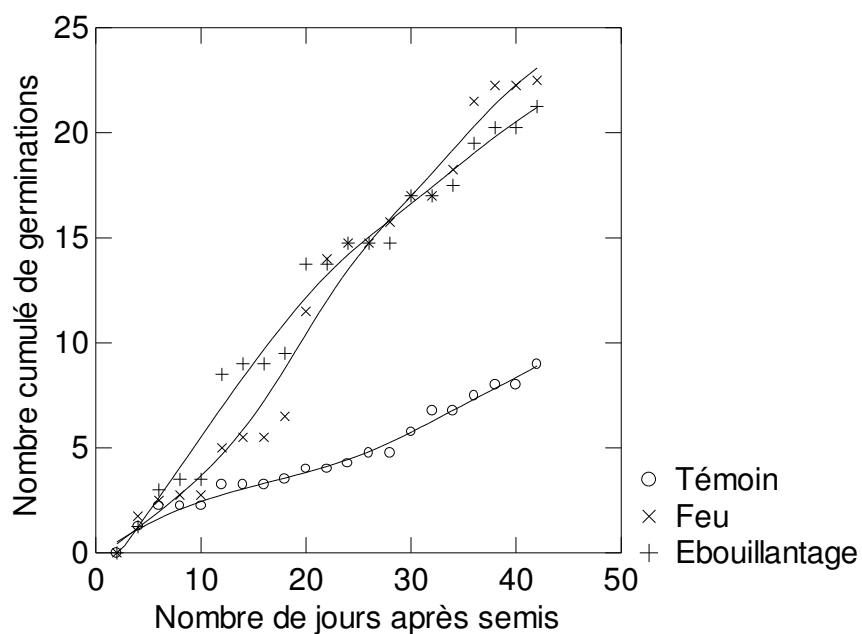
L'indice de germination GI ne diffère pas de manière significative entre les deux traitements thermiques (GI = 20.1 pour le traitement au feu, et GI = 17.3 pour l'ébouillantage). Ces deux valeurs restent néanmoins très supérieures à la valeur GI du traitement témoin (GI = 3.2, $p < 0.0005$). De manière similaire, le coefficient de germination CV ne diffère pas de manière significative entre les deux traitements (CV = 4.6 pour le traitement au feu, et CV = 4.9 pour l'ébouillantage) et reste très différent de la valeur CV du témoin (CV = 13.9, $p < 0.0005$). Les mêmes conclusions s'imposent pour le taux de germination TG qui s'élève à 0.90 pour le traitement par le feu, 0.85 pour l'ébouillantage et 0.36 pour le traitement témoin.

Figure 2.21. Evolution du nombre cumulé de germinations selon la taille des semences.

Les semences de longueur supérieure à 4.6 mm germent beaucoup plus rapidement que les semences de plus petite taille.

**Figure 2.22. Effet du type de traitement thermique sur la germination.**

L'effet du traitement thermique est très significatif mais ne diffère pas entre l'ébouillantage et l'exposition au feu.



B. ANALYSE DE LA DYNAMIQUE SPATIO-TEMPORELLE DE *A. MEARNSII*

1. METHODOLOGIE

1.1. Cartographie de l'invasion

a. Réalisation d'une carte vectorisée distinguant plusieurs types de taches boisées

Il était d'abord nécessaire de disposer d'un état cartographié de l'invasion au stade actuel¹, de manière à établir un premier diagnostic basé sur la distribution spatiale des taches d'*A. mearnsii* (Figure 2.23). La zone couvre l'essentiel des sites occupés par *A. mearnsii* sur la façade sous le vent de l'île, entre 600 et 1800 m d'altitude environ, à l'exception de ceux situés au-delà de la Rivière des Remparts au sud, et au-delà de la Rivière des Galets au nord. Deux cartes, relevant respectivement des Hauts du sud et des Hauts de l'ouest, ont été dressées à partir d'un travail de digitalisation. Ce travail a été réalisé en recourant au logiciel Mapinfo. Le géoréférencement des photos a été assuré en calant des points remarquables sur un fond de carté IGN digitalisé qui nous a été fourni par l'ONF. Environ 600 points de calage ont été utilisés pour l'ensemble des 86 photos étudiées.

La photo-interprétation a été facilitée par l'aspect caractéristique des bois d'*A. mearnsii*, de couleur vert sombre, et d'aspect très finement ponctué au jeune âge, pour prendre ensuite une allure mouchetée. Les photos ayant été réalisées tôt le matin, l'ombre portée des arbres, dense et élancée, facilitait la reconnaissance. Il était prévu initialement de distinguer cinq catégories de peuplements : bois monospécifiques denses (1), taches diffuses à l'état d'arbres clairsemés (par exemple dans des pâtures) (2), peuplements mélangés avec des formations de bois de couleurs dégradées (3), alignements d'arbres en bordure de parcelles (4), et présence d'acacias en bordure de ravines ou de bois de couleurs (5). Mais le type 2 s'est révélé peu visible sur les photographies, s'agissant d'arbres souvent très jeunes, de même que le type 5 qui correspond à des situations où il est difficile de distinguer *A. mearnsii* de la formation qu'il borde. Ces deux types n'ont donc finalement pas été retenus.

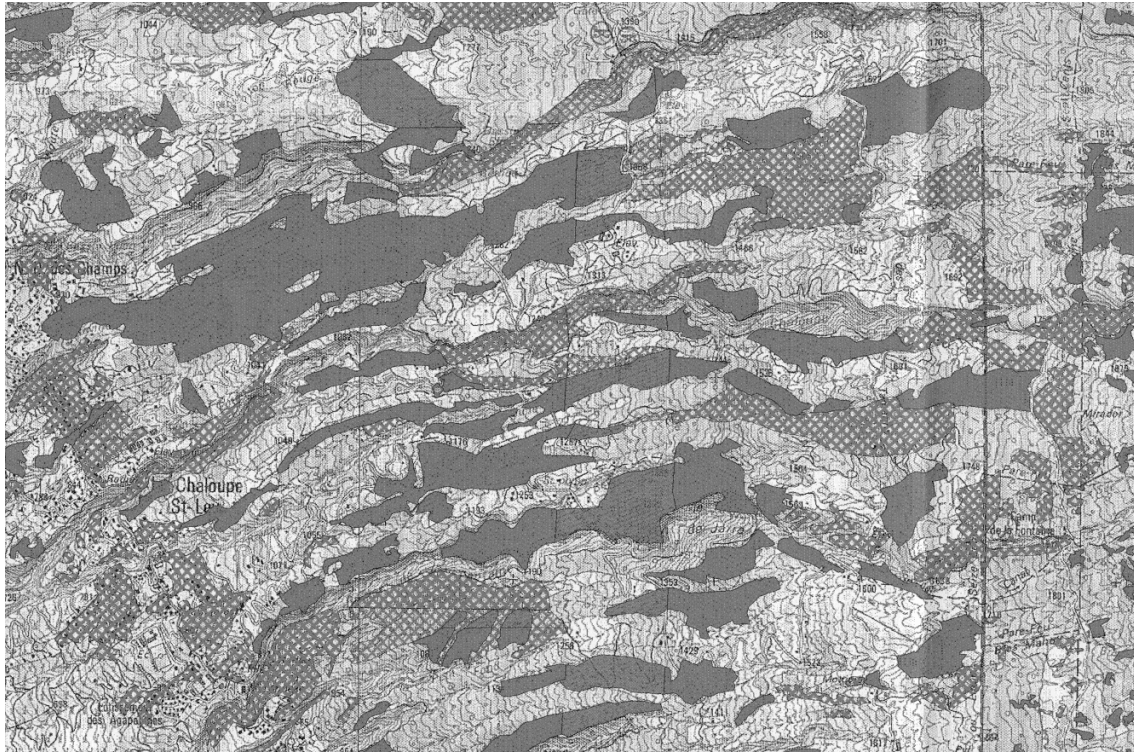
La photo-interprétation a donné lieu à un important travail de terrain destiné à confronter les premières ébauches de cartes à la réalité, à étudier *de visu* les zones d'ombres liées au relief, ou à repérer des jeunes peuplements peu visibles sur les photographies. Les difficultés d'accessibilité de nombreux sites, l'absence de points surélevés permettant d'embrasser le paysage, et l'importante couverture nuageuse qui envahit les Hauts dès le milieu de la matinée ont rendu cette tâche de validation difficile.

b. Réalisation de cartes rasters destinées à appréhender la dynamique des paysages confrontés à l'invasion

Dans un deuxième temps, l'exploitation de photographies plus anciennes a été conduite de manière à analyser la dynamique spatio-temporelle de l'acacia, en relation avec les autres changements des paysages agricoles. Ont alors été utilisés des clichés IGN en noir et blanc prêtés par la DDAF et la DDE datant de 1950 (échelle 1 : 20 000) et 1978 (échelle 1 : 25 000), dates pour lesquelles les lots de photographies aériennes étaient les plus complets, ainsi que les récents clichés IGN en couleurs de 1997. De manière à pouvoir analyser l'évolution spatio-temporelle de l'invasion, il a été fait usage d'une grille divisant l'espace en mailles élémentaires ou stations de 250 m x 250 m.

¹ Une cartographie au 1 : 25 000 de l'ensemble des taches d'*Acacia mearnsii* a été réalisée à la faveur du stage de Claire Cuntz, étudiante en maîtrise de sciences et techniques de cartographie, qui a utilisé des photographies aériennes en couleurs au 1 : 5000 réalisées par hélicoptère en novembre 1996. Ces prises de vue ont bénéficié d'une subvention de la DIREN.

Figure 2.23. Extrait de la carte vectorielle des taches boisées d'*A. mearnsii* dans les Hauts de Trois-Bassins (Hauts de l'ouest). Les taches pleines correspondent à des bois monospécifiques, tandis que les taches en grisé représentent des situations où l'acacia a pénétré des bois de couleurs dégradés.



Les taches d'invasion ont une forme en lanière prédominante imposée par le relief parcouru de ravines et par le découpage foncier hérité des anciennes concessions répartissant la terre en bandes allant « du battant des lames au sommet des montagnes ». On observe en altitude (à droite de la figure) d'anciennes plantations de *A. mearnsii* réalisées par les services forestiers lors d'échecs de la régénération du Tamarin (*A. heterophylla*). Les taches pleines les plus importantes correspondent à des situations foncières contrariant une mise en valeur agricole (ex : terres en indivision). Les taches pleines de plus petite taille correspondent, pour les altitudes les plus basses, à une dynamique de reconquête des friches par l'agriculture et, pour les altitudes les plus hautes, à des foyers d'invasion.

Les taches hachurées représentent des situations pour lesquelles l'acacia a envahi des ravines ou des parties de reliques forestières maintenues sur les interfluvies. Leur report sur carte est délicat dans la mesure où il s'établit un continuum entre une forêt de bois de couleurs indemne d'acacias et une forêt au contraire largement envahie, les premiers stades d'invasion étant difficilement repérables.

La structure en lanière de l'ensemble laisse envisager, au-delà de l'image qu'imprime le découpage foncier de la zone, une extension de *A. mearnsii* s'effectuant dans le sens de la pente et à la faveur des ravines. On observe de fait que dans la Tamarinaie, les ravines constituent les espaces les plus envahis. Plus en altitude, l'extension procède semble-t-il davantage par « sauts de puce ».

Une zone de 1735 mailles de 250 m x 250 m (soit environ 108 km²), a été délimitée dans les Hauts de l'ouest, ainsi qu'une autre de 1772 mailles de taille identique (environ 110 km²) dans les Hauts du sud. La surface totale étudiée, qui correspond aux deux zones historiques principales de la culture du géranium, s'étend sur un peu plus de 21.900 ha.

Sur chaque maille² et pour chaque année considérée, une note de densité a été donnée pour quatre formes principales d'occupations des sols qui se sont succédé les unes aux autres : acacia, canne, cultures sarclées, pâtures. La notation était la suivante : 0 en l'absence de la forme d'occupation des sols considérée, 1 si cette forme était présente mais couvrait moins de 25 % de la surface, 2 si elle couvrait 25 à 50 % de la station, etc. La validation sur le terrain n'a pu s'effectuer que pour 1997, à partir d'un sondage de 80 points montrant moins de 5 % de différences avec la photo-interprétation.

1.2. Analyse statistique de la dynamique spatio-temporelle

a. Différencier les effets liés à la structure et au temps

L'analyse des données a reposé sur la nécessité de ne pas masquer la trajectoire spécifique d'une station par ce qui relève de sa structure. Symétriquement, il ne fallait pas non plus masquer la structure spécifique d'une station par ce qui relève de sa trajectoire. Partant de cette même préoccupation de séparation des effets temporels et structurels, Dolédec et Chessel ont proposé une méthode statistique simple d'analyse de données spatio-temporelles basée sur un support mathématique centré sur la géométrie euclidienne (Dolédec et Chessel, 1987). Cette méthode a été utilisée par exemple pour analyser la dynamique d'évolution des activités agricoles dans des communes entre trois recensements agricoles en explicitant la variabilité inter communale et intra communale (Gibon *et al.*, 1995).

Les données de départ sont représentées par quatre variables descriptives renseignant l'occupation des sols de chaque station pour les trois années retenues. Pour chacune des deux régions étudiées, on considère la variable Z prenant pour chaque station i à une date j donnée, la valeur Z_{ijk} de la variable k d'occupation des sols correspondante (acacia, canne, cultures sarclées, pâtures). La variable X_{ijk} est définie comme la valeur centrée et réduite de la variable k dans la station i à la date j .

Quatre tableaux sont alors constitués, les deux derniers correspondant en géométrie euclidienne à la décomposition d'un vecteur X en composantes orthogonales, permettant d'éliminer l'effet date (composante Y_1) ou l'effet station (composante Y_2) :

- X_1 constitué des valeurs $x_{i,k}$ (moyenne par station i), qui correspond à la projection de X sur le « sous-espace station » ;
- X_2 constitué des valeurs $x_{j,k}$ (moyenne par date j), qui correspond à la projection de X sur le « sous-espace date » ;
- $Y_1 = X - X_1$ constitué des valeurs $x_{ijk} - x_{i,k}$ (écart à la moyenne par station), qui correspond à la projection de X sur le sous-espace orthogonal au « sous-espace station » ;
- $Y_2 = X - X_2$ constitué des valeurs $x_{ijk} - x_{j,k}$ (écart à la moyenne par date), et qui correspond à la projection de X sur le sous-espace orthogonal au « sous-espace date ».

b. Obtention d'une typologie de trajectoires et d'une typologie de fonctionnement

Chacun des tableaux est ensuite soumis à une analyse en composantes principales (ACP) servant de base à la réalisation de typologies à l'aide d'une classification ascendante hiérarchique (CAH) basée sur un nombre restreint d'axes factoriels. On peut alors choisir :

- de ne tenir compte que des différences entre stations (analyse de X_1),
- de ne pas tenir compte des différences entre stations (analyse de Y_1),
- de ne tenir compte que des différences moyennes entre dates (analyse de X_2),

² Que par la suite nous appellerons "station"

- de ne pas tenir compte des différences entre dates (analyse de Y_2).

Dans un tel jeu de tableaux, l'aspect temporel est mieux analysé en étudiant les écarts aux moyennes par stations (élimination de l'effet station par analyse de Y_1) qu'en examinant simplement les moyennes par date fournies par X_2 : on conserve ainsi une image de la variabilité interne à la catégorie étudiée qui renforce la définition des positions relatives des dates (Dolédec et Chessel, 1987). L'ACP de Y_1 permet alors d'obtenir une typologie des trajectoires intra-station (Gibon *et al.*, 1995). De manière parfaitement symétrique, l'aspect structurel est mieux analysé en étudiant les écarts aux moyennes par dates (élimination de l'effet date par analyse de Y_2) qu'en examinant simplement les moyennes par station fournies par X (Dolédec et Chessel, 1987). L'ACP de Y_2 permet alors d'obtenir une bonne typologie de stations que l'on peut considérer comme une typologie de fonctionnement (Dolédec et Chessel, 1987), mais qui dans le cadre de cette étude présente les types de structures des stations en tenant compte de leur déformation spécifique dans le temps, une fois gommée la tendance générale de la sous-région étudiée (Gibon *et al.*, 1995). On peut alors parler de typologie de trajectoires inter-stations (Gibon *et al.*, 1995).

2. EXTENSION DES PEUPELEMENTS DANS LES HAUTS

L'évolution spatio-temporelle de la densité des peuplements est examinée ci-après en distinguant les deux grandes zones d'étude, successivement analysées aux années 1950, 1978 et 1997.

2.1. Hauts de l'Ouest

a. Année 1950

En 1950, plusieurs boisements sont observés de l'ouest vers l'est. Trois boisements de faible taille, éclatés dans l'espace, sont présents dans la partie nord : aux Hauts de Mon Repos, de 930 à 1000 m d'altitude, à la Petite France (propriété de Jacques Lougnon), entre 650 et 800 m, et au lieu-dit « Maïdo 1500 », entre 1350 et 1550 m environ.

Plus à l'est, dans les Hauts de Trois-Bassins et de la Chaloupe Saint-Leu, les plantations sont plus importantes, avec :

- une série de plantations entre le Chemin Mondon et la Ravine des Colimaçons, entre 1400 et la Ligne Domaniale (1600 m), principalement sur le Domaine de Chateauvieux, le jardin de la résidence abritant des individus d'*Acacia mearnsii* dès 1878 (Smith, 1921)³ ;
- une autre série, beaucoup plus importante, entre la Ravine des Colimaçons et la Ravine de Grand-Etang, entre 1000 et 1600 m.

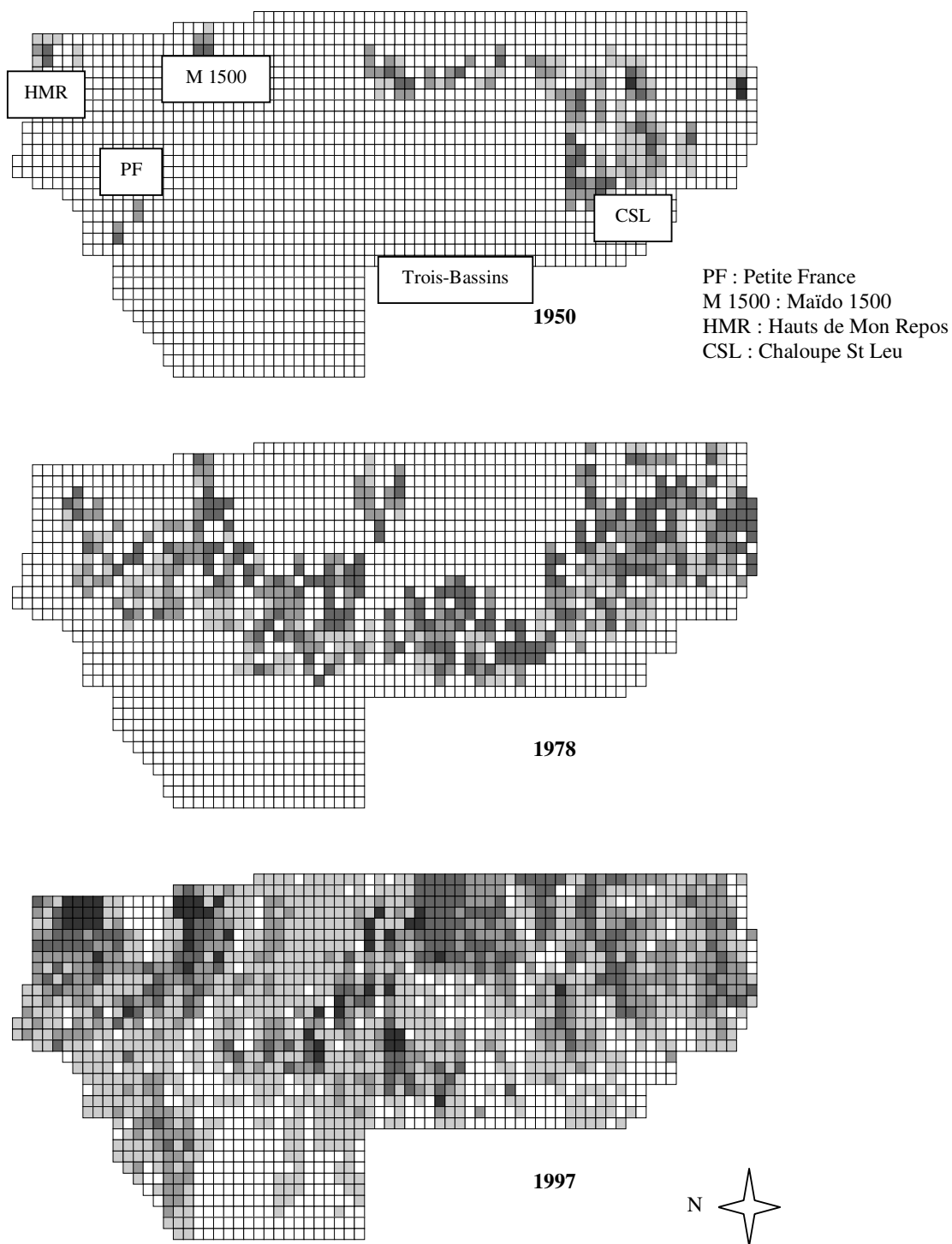
Sur la base des photos aériennes de 1950, on ne peut distinguer les boisements d'acacias plantés d'avec d'éventuelles friches d'acacias, le problème se posant à la Chaloupe Saint-Leu où Henriette voit lui-même des friches (Henriette, 1983). En outre, d'autres espèces d'acacias ont été utilisées à cette période dans le même objectif de fournir du bois pour la cuite du géranium tout en restaurant la fertilité des sols. *A. dealbata*, introduit dès 1842, était lui-même connu depuis longtemps comme essence de reboisement dans le Cirque de Cilaos, et il est vraisemblable que son utilisation ait, comme *A. mearnsii*, été testée dans les Hauts sous le vent. S'il n'est plus présent aujourd'hui dans les Hauts de l'ouest, on peut néanmoins observer des formes hybrides entre les deux espèces. On retrouve également les traces d'anciennes plantations d'*Acacia melanoxylon*, dont une à Palmistes (au sud de Petite France), à environ 1000 m d'altitude. Toutefois, l'analyse des témoignages et des écrits portant sur la jachère à acacia montre que cette source d'erreur peut également être considérée comme mineure.

³ Le fait est mentionné par une note de la rédaction en bas de première page de l'article de Smith.

Figure 2.22. Hauts de l'ouest : état des surfaces et des densités en acacias aux dates 1950, 1978 et 1997.

Dès 1978, le processus d'invasion est manifeste, avec un effet tache d'huile et une extension dans le sens de la pente.

- Plus de 75 %
- De 50 à 75 %
- De 25 à 50 %
- Moins de 25 %
- Absence



b. Année 1978

En 1978, la carte des taches d'acacia est le produit d'une invasion bénéficiant sans doute de nouvelles plantations au cours des années 1950, puis de la désaffection du géranium au cours des années 1960. De nouvelles plantations ont été réalisées par les Services Forestiers de part et d'autre de la route des Tamarins, entre 1750 et 1850 m, là où la régénération du tamarin avait échoué, entre le chemin du Bout et le pare-feu de l'éperons, et à proximité des pare-feu de Bras-Mouton, des Camélias. Au nord, le triangle délimité par les trois petits boisements présents en 1950 est déjà couvert d'acacias. Au sud, la zone comprise entre la Ravine des Colimaçons et la Ravine de Grand-Etang s'est nettement densifiée et s'est étendue vers le sud. Les boisements présents entre le Chemin Mondon et la Ravine des Colimaçons ont été en partie convertis en pâtures.

Deux autres zones apparaissent :

- l'une entre la Ravine Bernica et la Ravine des Trois Bassins, principalement entre 800 et 1200 m, mais avec un diverticule important qui monte à 1650 m et correspond à la limite supérieure de l'ancienne propriété rattachée au chemin Mondon.
- l'autre entre la Ravine des Trois Bassins et la Ravine des Colimaçons, de 800 à 1300 m d'altitude.

Partout, la progression se fait du haut vers le bas et atteint déjà la limite supérieure de la canne. Contrairement à la situation observée en 1950, l'examen de la situation en 1978 révèle très clairement la mise en jeu d'un processus d'invasion, où semble se dessiner une progression dans le sens de la pente et à la faveur d'axes de drainage.

c. Année 1997

En 1997, l'acacia s'est étendu à l'ensemble de la zone, le développement se poursuivant vers les basses altitudes le long des ravines, mais également en altitude où l'extension semble constituer un phénomène plus récent, s'opérant à un rythme moins rapide dans la mesure où la dispersion y est plus lente et où les perturbations du milieu y sont moins fréquentes qu'en milieu rural proprement dit. Dans la tamarinaie, l'acacia est maintenant présent du Chemin Bolon à Piton Fougères. Sa zone s'est étendue à 1950 m d'altitude. La zone allant des Palmistes à Bras Canot n'apparaît pas recouverte d'acacias, étant occupée par des pâtures.

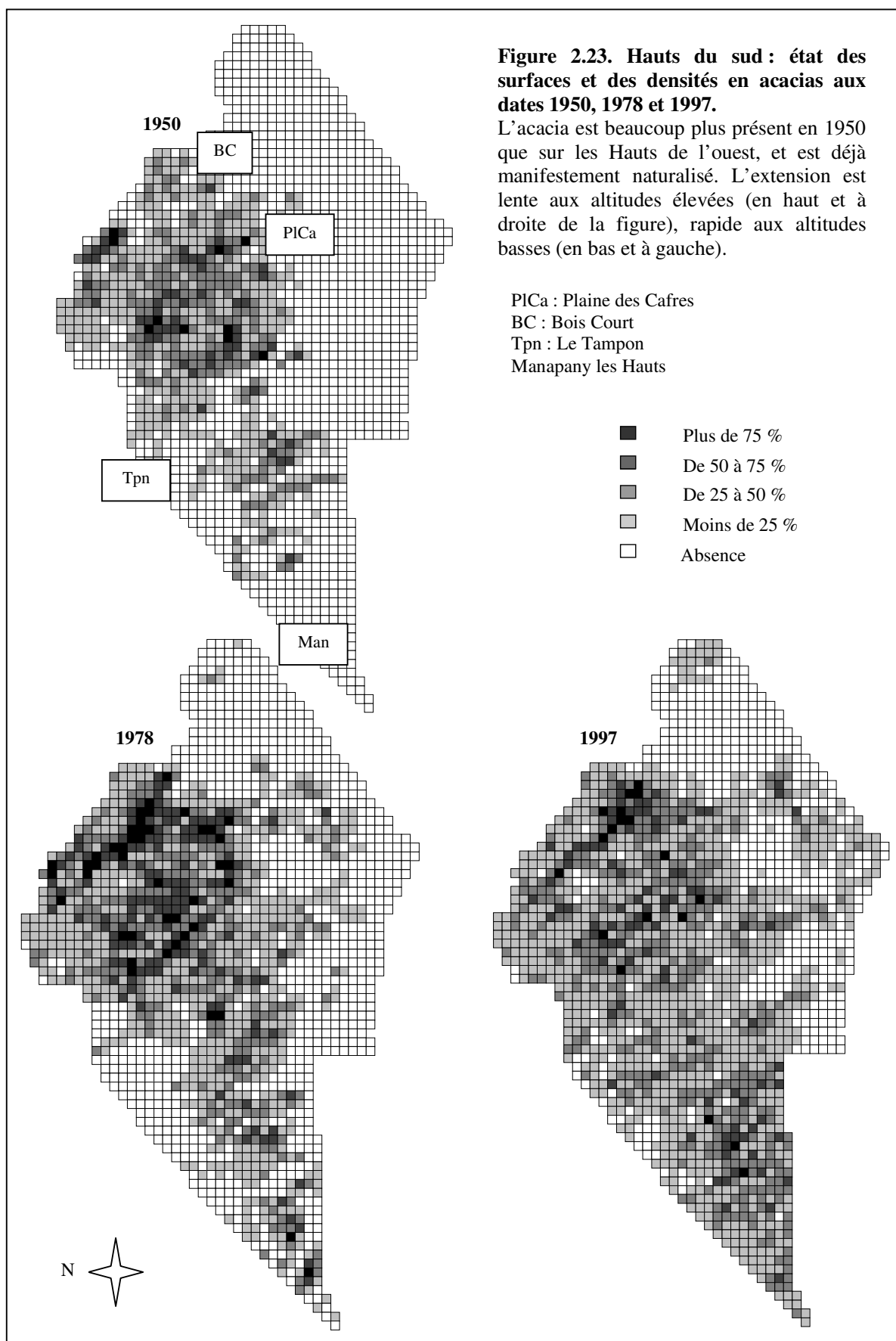
2.2. Hauts du Sud

a. Année 1950

En 1950, l'occupation de l'acacia dans le paysage est nettement plus avancée que dans les Hauts de l'Ouest, ne laissant aucun doute sur l'état de naturalisation de cet arbre à cette date et dans cette région.

Deux zones principales apparaissent du nord au sud :

- une première s'étendant du Dix-septième à la Plaine des Cafres, bordée au nord par l'excavation de Grand Bassin et au sud par une ligne passant par le Piton Sahales et le Piton de la Ravine Blanche, où l'acacia est présent dans presque toutes les stations étudiées. Cette zone se prolonge par un diverticule qui atteint 1400 m d'altitude à Bois Court ;
- une seconde, de taille plus réduite, de 800 à 1000m, s'observe entre 800 et 1000 m entre le Grand Tampon et la Ligne d'Equerre.



b. Année 1978

En 1978, la première zone s'est densifiée, son extension vers le bas ayant été limitée par le développement urbain du Tampon au sud, et sa progression en altitude ayant été interrompue par la mise en valeur de pâtures. Seule une extension se manifeste entre 1350 et 1500 m, en direction de la Rivière des Remparts. Une petite plantation réalisée dans les années 1950 par les Services Forestiers apparaît à Notre-Dame de la Paix. Deux petits boisements apparaissent également plus au nord et plus en altitude, respectivement entre 1600 et 1650 m environ, l'un à l'ouest de Piton Doret et l'autre à l'ouest de Piton Mare à Boue. Une nouvelle zone apparaît à l'est de la zone d'origine, entre 1600 et 1700 m, entre la Grande Ferme et Piton Dugain qui a fait l'objet d'un reboisement de protection dans les années 1950. La zone présente en 1950 au sud du Grand Tampon s'est légèrement étendue, tout en restant constituée de boisements très éclatés dans le paysage. Enfin, une nouvelle colonisation de l'espace se manifeste à de plus basses altitudes sur le flanc oriental de la Ravine Catiche et le Petit Bras Rouge, entre 800 et 1000 m.

c. Année 1997

En 1997, les taches d'acacia se sont étendues dans le paysage mais restent peu densifiées. La progression vers le nord reste assez faible, à l'exception d'une extension des boisements situés à l'ouest de Piton Mare à Boue, à 1650 m d'altitude environ. La progression est ralentie vers l'est par la Forêt de la Rivière des Remparts. Mais la Rivière des Remparts présente maintenant plusieurs petites taches d'acacias, sur son flanc occidental à proximité de La Commune, à 2000 m environ d'altitude, mais aussi au fond de la Ravine entre 100 et 150 m d'altitude au sud du Petit Plumé. Cette dernière tache s'est probablement constituée à partir de l'apparition d'une nouvelle tache continue qui se manifeste entre le lieu dit de la Plaine des Grègues et le Piton de l'Entonnoir, c'est-à-dire entre 400 et 650 m d'altitude environ.

Dans cette partie sud, la progression de l'acacia dépasse la zone d'étude puisqu'on peut maintenant observer des foyers de colonisation à moins de 50 m d'altitude à l'exutoire de petites ravines, notamment à Saint-Pierre, mais également beaucoup plus à l'est comme par exemple sur une des coulées de lave du Grand Brûlé, sur le flanc oriental du Volcan de la Fournaise. Des taches d'acacias sont également visibles dans le cône d'évacuation de la Rivière des Galets.

3. ELEMENTS D'ANALYSE SPATIALE DES PEUPELEMENTS

3.1. Distribution des peuplements selon la surface ou la forme

Une distribution des peuplements selon leur surface ou un indice de forme a été effectuée à partir de données spatiales portant sur 282 boisements situés à l'Ouest et 279 situés au Sud. Ces données proviennent de la carte vectorisée de 1996 des bois d'acacias, dont elles représentent un sous-échantillon après notamment élimination des peuplements mixtes (en mélange avec des bois de couleurs).

a. Répartition par surface

La distribution des peuplements selon leur surface est semblable entre les deux zones d'étude (*Figure 2.24*). Les classes 5 (2-4 ha) et 6 (4-8 ha) sont les plus représentées. Les peuplements de la classe 7 (8-16 ha) entrent dans une proportion plus importante sur l'Ouest que sur le Tampon. On observe enfin que les bois d'acacias de plus de 16 ha sont peu fréquents au regard des autres classes de surface.

Figure 2.26. Histogramme des classes de surface des taches d'acacia dans les Hauts de l'ouest et du sud.

Classe 1 : 0-0.25 ha ; classe 2 : 0.25-0.50 ha ; classe 3 : 0.5-1 ha ; classe 4 : 1-2 ha ; classe 5 : 2-4 ha ; classe 6 : 4-8 ha ; classe 7 : 8-16 ha ; classe 8 : 16-32 ha

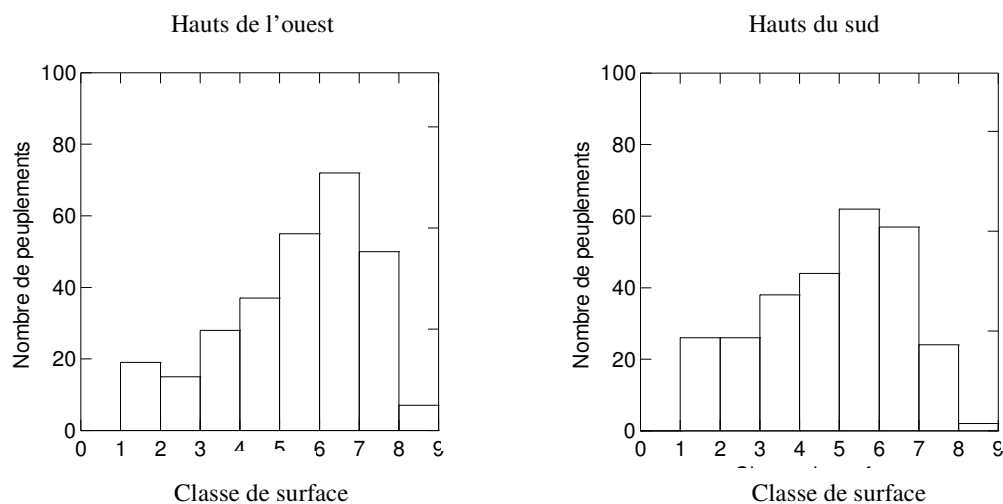
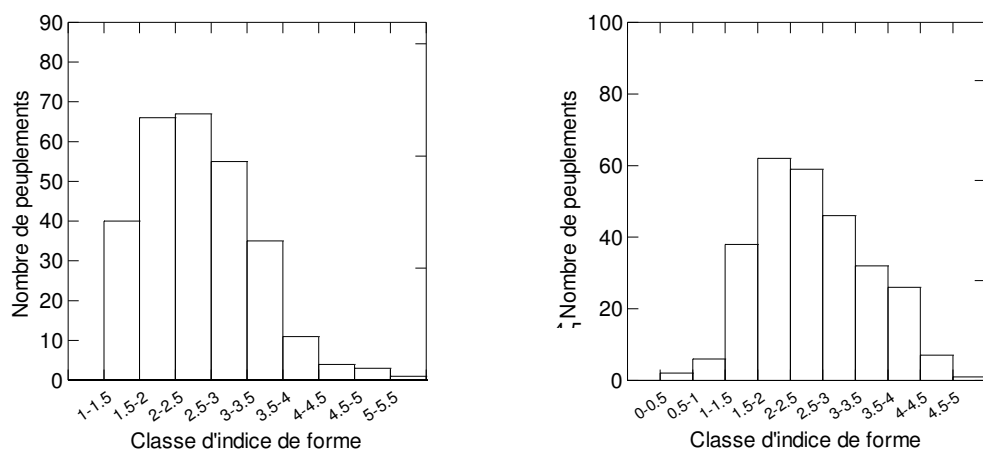


Figure 2.27. Histogramme des indices de forme des taches d'acacia dans les Hauts de l'ouest et du sud.



Sur l'Ouest, la valeur médiane de la surface des 282 peuplements cartographiés est de 3.2 ha, pour une moyenne de 4.7 ha. Dans le Sud, la médiane est de 2.2 ha, pour une moyenne de 3.2 ha également.

b. Répartition par indice de forme

La forme d'une tache i peut être appréhendée à l'aide d'un indice de forme D_i , avec $D_i = \frac{P_i}{2\sqrt{A_i\pi}}$ où P_i est le périmètre de la tache i et A_i sa surface (Forman et Godron, 1986). Pour un cercle, $D_i = 1$. Pour un carré, $D_i = \frac{2}{\sqrt{\pi}}$. Pour un rectangle de longueur égale à 2 fois sa largeur, $D_i = \frac{3}{\sqrt{\pi}}$. Plus généralement, pour un rectangle de longueur égale à n fois sa largeur, $D_i = \frac{n+1}{\sqrt{\pi}}$.

Des histogrammes des taches d'acacia selon cet indice de forme ont été également réalisés (Figure 2.27). On observe que 23.4 % des peuplements correspondent à des rectangles dont la longueur dépasse de quatre fois la largeur ($D_i > 2.26$) pour les Hauts de l'Ouest, cette valeur atteignant 49.4 % pour les Hauts du Sud. De fait, l'observation des paysages fait apparaître une structure des peuplements d'*A. mearnsii* beaucoup plus en lanière au sud qu'à l'ouest.

3.2. Evaluation des surfaces

a. Utilisation des cartes vectorielles

La requête de calcul des surfaces pour les peuplements reportés sur les cartes vectorielles fournit une surface cumulée de 2503 ha pour les Hauts de l'Ouest, soit environ 43 % de plus que dans les Hauts du Sud, qui ne représente que 1752 ha. La surface totale estimée sur l'ensemble des deux zones d'étude est donc de 4255 ha. Si l'on retient l'hypothèse que ces surfaces ne représentent que 80 % de l'ensemble, qui porte également sur les zones de la Plaine des Palmistes et des Hauts de Saint-Joseph, on peut estimer alors la surface totale en peuplements d'*A. mearnsii* en 1997 à un peu plus de 5300 ha.

b. Utilisation des grilles

L'estimation des surfaces en acacias a été réalisée en s'appuyant sur le fait qu'au regard du grand nombre de données analysées, on peut assimiler la surface occupée par l'acacia, pour une classe de densité donnée, au produit de la taille de la classe par la valeur moyenne des seuils surfaciques de cette même classe. Par exemple, la surface occupée en moyenne par l'acacia au sein d'une station pour la classe de densité 3 (50-75 %) serait de $6.25 \times (0.75 + 0.50)/2 = 3.91$ ha. On en déduit alors la surface totale représentée par les stations de classe 3. On procède ainsi pour l'ensemble des classes.

Les profils d'évolution des surfaces et densités en acacia diffèrent entre l'ouest et le sud. Dans les Hauts de l'ouest, la densité et la surface croissent conjointement (Figures 2.28 et 2.29). Par contre, la densité ne s'accroît que très légèrement dans le sud et les surfaces tendent à se stabiliser. Les surfaces totales actuelles sont estimées en 1997 à 2643 ha à l'ouest, soit environ 32 % de plus qu'au sud, où l'on compte de cette manière 2006 ha. La surface totale estimée en 1997 s'élève donc à 4649 ha qui représente 80 % de l'ensemble. La surface totale estimée serait légèrement supérieure à 5800 ha.

Figure 2.28. Evolution des surfaces couvertes par *A. mearnsii* dans les Hauts de la façade sous le vent, d'après les valeurs estimées aux dates 1950, 1978 et 1997.

Entre 1978 et 1997, on observe une stabilisation des surfaces couvertes au sud et une forte extension à l'ouest.

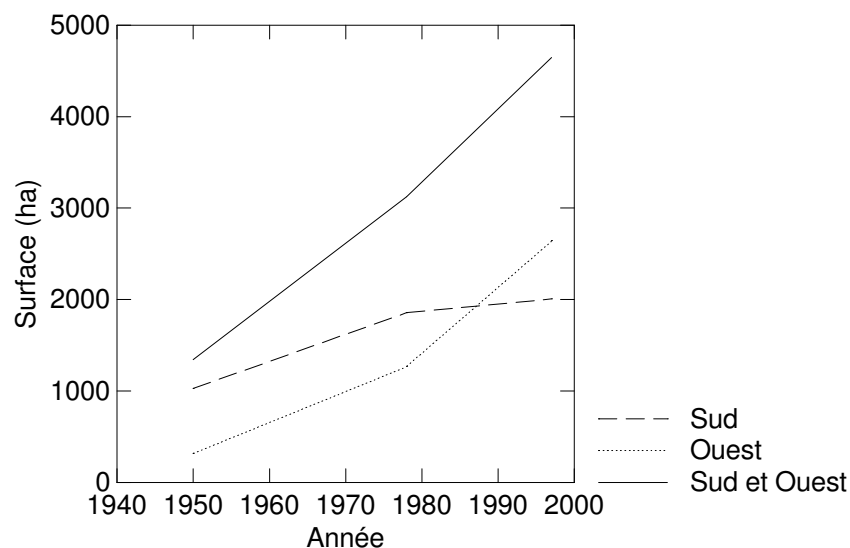
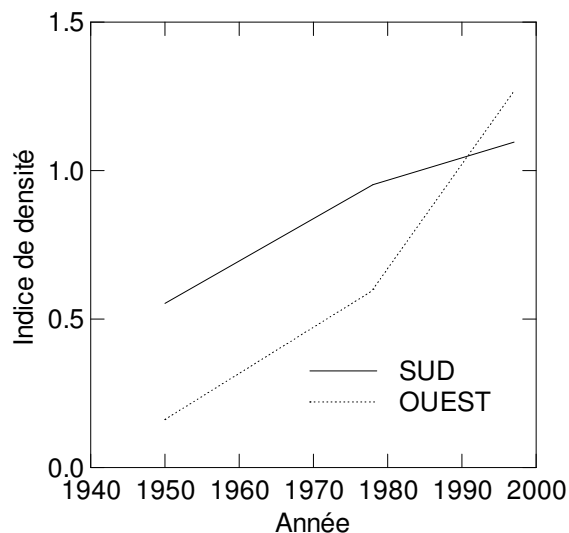


Figure 2.29. Evolution de la densité des taches boisées d'*A. mearnsii* dans les Hauts de la façade sous le vent.

L'indice de densité retenu correspond au barycentre des classes de densité, notées de 0 à 4.

On observe une forte augmentation de la densité à l'ouest, cette augmentation restant beaucoup moins sensible au sud.



La différence entre les deux estimations porte pour une bonne part à l'évaluation des surfaces dans les Hauts du sud, où l'utilisation des grilles donne une valeur supérieure de 14.5 % celle estimée par une requête du calcul des surfaces. Ce décalage tombe à 1.1 % seulement dans les Hauts de l'ouest, ce qui est très satisfaisant. Il est possible qu'une telle dissymétrie soit imputable au plus grand nombre de petits boisements dans les Hauts du Sud, qui n'auraient pas tous été reportés sur les cartes vectorielles.

On note enfin que l'accroissement annuel moyen des surfaces en acacia est de 91 ha sur l'ensemble des deux zones, soit un taux d'extension de 5.2 % par an. Ce taux atteint une valeur maximale de 5.7 % par an sur l'ouest, entre 1978 et 1997.

4. ANALYSE DES TYPES STRUCTURELS DES STATIONS

4.1. Structure générale des structures des stations

Comme nous l'avons indiqué en présentant la méthodologie relative à l'étude de la dynamique spatio-temporelle de *A. mearnsii*, l'analyse du tableau Y₂ permet d'étudier les types de structure des mailles en s'attachant aux écarts aux moyennes par dates, une fois éliminée la tendance générale moyenne de la zone. L'ACP du tableau Y₂ montre que la structuration générale des structures des stations diffère entre les deux régions étudiées (Figure 2.32). Le faible nombre de variables donne lieu à une forte structuration des données selon le premier factoriel qui représente respectivement 57.4 % (Ouest) et 57.1 % (Sud) de l'inertie totale.

Tableau 2.4. Résultats de l'ACP du tableau Y2 pour l'Ouest et le Sud : taux d'inertie totale expliqués par les trois premiers facteurs, et coefficients de corrélation des variables aux axes.

		Ouest			Sud		
	Inertie (%)	31.8	25.6	22.2	32.5	24.6	23.0
Corrélation aux axes	Acacia	0.60	-0.19	0.75	-0.50	-0.48	-0.70
	Canne	0.33	0.84	-0.11	-0.41	0.84	-0.21
	Culture	-0.70	-0.16	0.17	0.85	-0.11	-0.06
	Pâture	0.55	-0.50	-0.53	-0.68	-0.29	0.57

a. Hauts de l'Ouest

Dans les Hauts de l'Ouest, le premier facteur oppose sur le plan F1-F2 de l'ACP les cultures aux pâtures. Les deuxième et troisième facteurs opposent quant à eux les cultures aux pâtures, mais également à l'acacia. La canne n'apparaît pas elle-même comme une variable structurante.

Cette structuration principale des structures des stations, qui oppose fortement les cultures à l'acacia et aux pâtures, traduit dans les Hauts de l'Ouest une dualité entre la mise en valeur des sols par la culture sarclée et les autres types de mise en valeur. Cette dualité est néanmoins affinée par la typologie de structures ci-dessous présentée. Le faible poids représenté par la variable canne tient à sa faible présence dans la zone étudiée.

b. Hauts du Sud

Dans les Hauts du Sud, la structuration globale des stations apparaît de manière sensiblement différente. Le premier facteur oppose cette fois la canne aux autres types de mise en valeur. En

revanche, les cultures sont à nouveau opposées aux pâtures et à l'acacia par les deuxième et troisième facteur. Ces deux derniers facteurs mettent également en évidence une opposition entre les cultures et la canne. La canne apparaît donc dans cette deuxième région comme une variable davantage structurante que dans la première.

La structuration principale des structures des stations traduit donc la même dualité entre cultures d'une part, et pâtures et acacia d'autre part comme on l'observe dans les Hauts de l'Ouest. Mais pour les Hauts du Sud, c'est l'opposition de la canne aux autres types de mise en valeur des sols, mise en évidence par le premier facteur, qui prévaut.

4.2. Typologie des structures

La CAH appliquée aux trois premiers facteurs de l'ACP du tableau Y₂ permet pour chacune des deux régions d'obtenir une typologie de structures que l'on peut cartographier (*Figures 2.31 et 2.32*). Six types de structures apparaissent de manière nettement distincte dans les Hauts de l'Ouest, et cinq dans les Hauts du Sud. Ces types de structures sont décrits ci-après selon leur configuration moyenne en 1997. Les densités sont exprimées en densité relative par rapport aux autres formes d'occupation des sols, de sorte que la somme des densités relatives des quatre formes d'occupation du sol étudiées est égale à 1.

a. Les types de structure des Hauts de l'Ouest

- (i) *Des stations d'altitude moyenne fortement envahies, à caractère pastoral marqué mais néanmoins encore cultivées (Type 1, 19 % du total).* Pratiquement la moitié (46 % en 1997) de la surface est envahie par l'acacia. La canne y est peu représentée mais les cultures y entrent en proportion non négligeable (12 % en 1997).
- (ii) *Des stations d'altitude élevée modérément envahies et très fortement dévolues à l'élevage (Type 2, 14 % du total).* Ces stations sont présentes en altitude plus élevée. La canne y est de fait totalement absente en 1997. L'invasion de l'acacia reste modérée (25 % en 1997) et les pâtures représentent la quasi-totalité de la forme de mise en valeur agricole (71 % de l'ensemble en 1997).
- (iii) *Des stations de plus basse altitude réservées aux cultures sarclées et à la canne, et modérément envahies (Type 3, 16 % du total).* Ces stations apparaissent à altitude moins élevée, en limite inférieure de la zone étudiée. Elles constituent les terroirs agricoles les plus visibles de la zone, où se côtoient la canne (34 % en 1997) et les cultures sarclées (40 % en 1997). Les pâtures y sont quasiment absentes et l'acacia y couvre un peu moins d'un quart des surfaces (24 % en 1997).
- (iv) *Un groupe hétérogène de stations d'altitude élevée ou basse, regroupant des zones fortement envahies et des soles cannières (Type 4, 24 % du total).* Ce groupe important reste le plus hétérogène des six et recouvre des stations présentes en limite supérieure ou inférieure de la zone d'étude. Il est difficile à caractériser dans la mesure où il réunit à la fois les caractéristiques des soles cannières (33 % en 1997) et des zones envahies par l'acacia (55 % en 1997). On relève une forte agrégation spatiale de ces stations dans la partie la plus élevée de la zone.
- (v) *Des stations très fortement envahies par l'acacia (Type 5, 17 % du total).* Les stations correspondantes se situent souvent à altitude élevée, mais de manière toutefois non exclusive. Ce type de station présente le taux d'invasion moyen le plus élevé (81 % en 1997). Les autres

formes d'occupation du sol y sont peu représentées et restent toutes inférieures à 10 % en 1997.

- (vi) *Des stations situées plutôt à basse altitude, dévolues à la canne mais modérément à fortement envahies par l'acacia (Type 6, 10 % du total).* Ce dernier groupe est le moins représenté dans la typologie de structures. Il est marqué par une forte occupation de la canne (48 % en 1997) mais également par une densité assez élevée de l'acacia (38 % en 1997), au regard de l'ensemble des situations considérées dans cette typologie.

b. Les types de structure des Hauts du Sud

- (i) *Des stations fortement envahies recouvrant des situations de mise en valeur différentes (Type 1, 49 % de l'ensemble).* Ce premier groupe de stations recouvre des situations d'altitude indifférente, ce qui donne lieu à un profil moyen pour lequel la canne, les cultures et les pâtures y sont conjointement bien représentées.
- (ii) *Des stations d'altitude plutôt élevée, modérément envahies et très fortement dévolues à l'élevage (Type 2, 17 % du total).* Dans ces stations, la canne et les cultures sont très peu représentées. A l'inverse, l'élevage représente ici une composante structurelle très forte (76 % en 1997). La cartographie montre une assez forte agrégation spatiale de ces stations.
- (iii) *Des stations d'altitude moyenne, modérément envahies et très fortement dévolues à l'élevage (Type 3, 12 % du total).* La structure y apparaît ici peu différente de celle du précédent type. L'acacia y est présent en densité légèrement plus importante (25 % contre 19 % en 1997), de même que les cultures (7 % au lieu de 4 %). A l'inverse, les pâtures présentent une densité légèrement moins élevée (68 % contre 76 % en 1997).
- (iv) *Des stations modérément à fortement envahies, dominées par les cultures autres que la canne (Type 4, 10 % du total).* Ce quatrième type est représenté de manière dominante par des stations où la densité de cultures (autres que la canne) constitue une donnée majeure de leur structure. La densité d'invasion y est relativement forte et dépasse en moyenne un quart des surfaces (29 % en 1997).
- (v) *Un ensemble éclaté de stations fortement envahies et de mise en valeur hétérogène, malgré une dominance de l'élevage (Type 4, 12 % du total).* Ce dernier type présente une faible agrégation spatiale, sauf localement à altitude basse. La structure de ces stations y est néanmoins dominée par une forte densité d'acacia (37 % en 1997) et de pâtures (39 % en 1997).

Figure 2.30. Evolution des densités des principales formes d'occupation des sols (acacia, canne, cultures, pâtures) entre 1950 et 1997, dans les deux régions des Hauts de l'Ouest et du Sud.

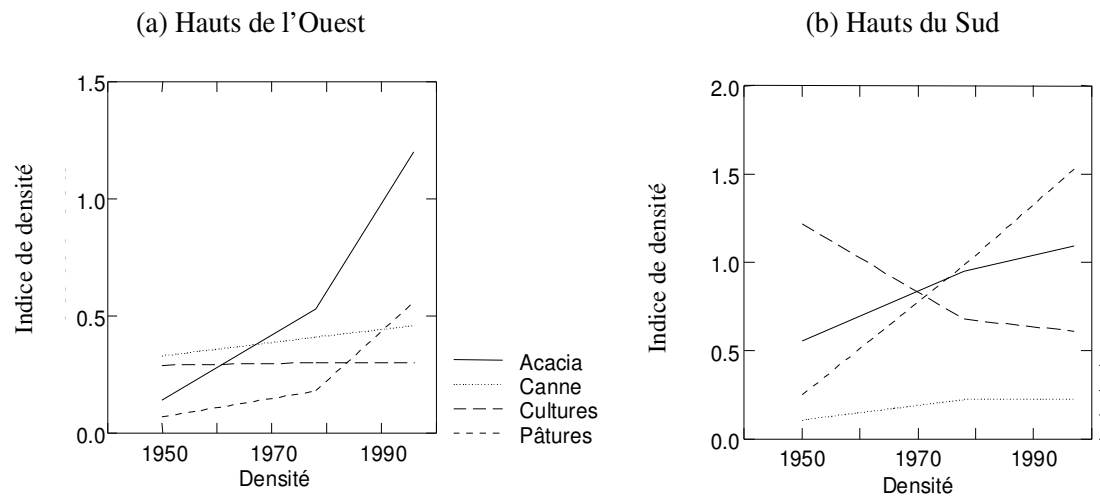


Figure 2.31. Analyse des trajectoires : plans factoriels principaux (1-2) de l'ACP centrée normée des tableaux de données de recouvrement des sols aux trois dates considérées (1950, 1978 et 1997) après élimination de l'effet station (tableau Y1).

Les différences entre les deux régions sont peu manifestes sur les plans 1-2, qui traduisent une opposition entre pâtures et acacia, mais apparaissent plus nettement sur les plans 1-3, avec une forte opposition canne – cultures sarclées à l'ouest, et une forte opposition cultures – acacia au sud.

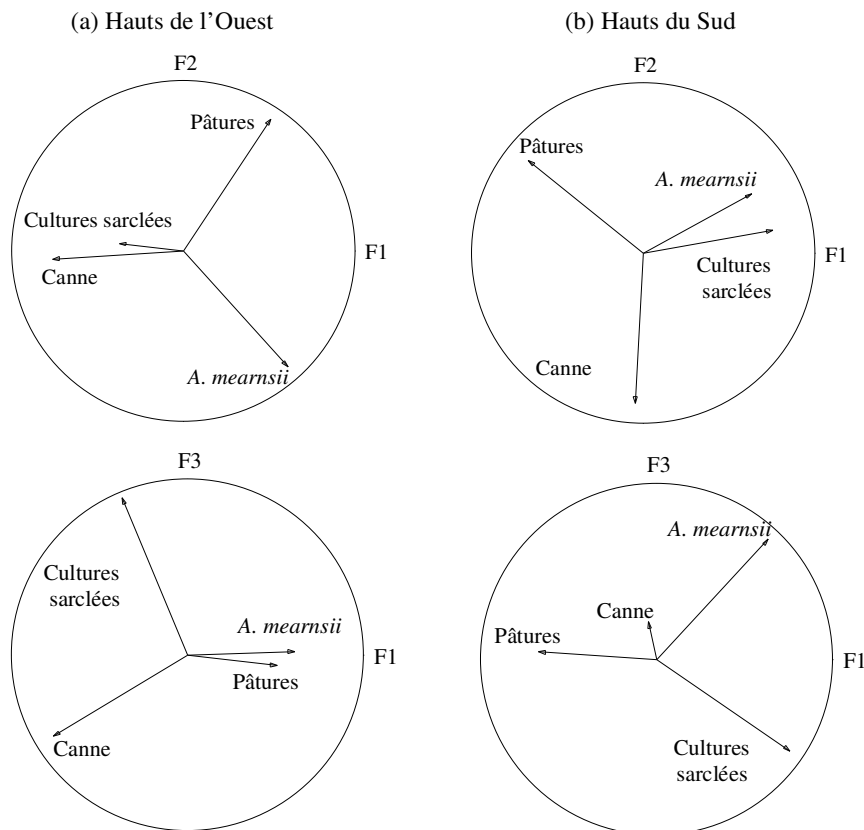


Figure 2.32. Analyse des structures : plans factoriels principaux (1-2) et (1-3) de l'ACP centrée normée des tableaux de données de recouvrement des sols aux trois dates considérées (1950, 1978, 1997) après élimination de l'effet date (tableau Y2).

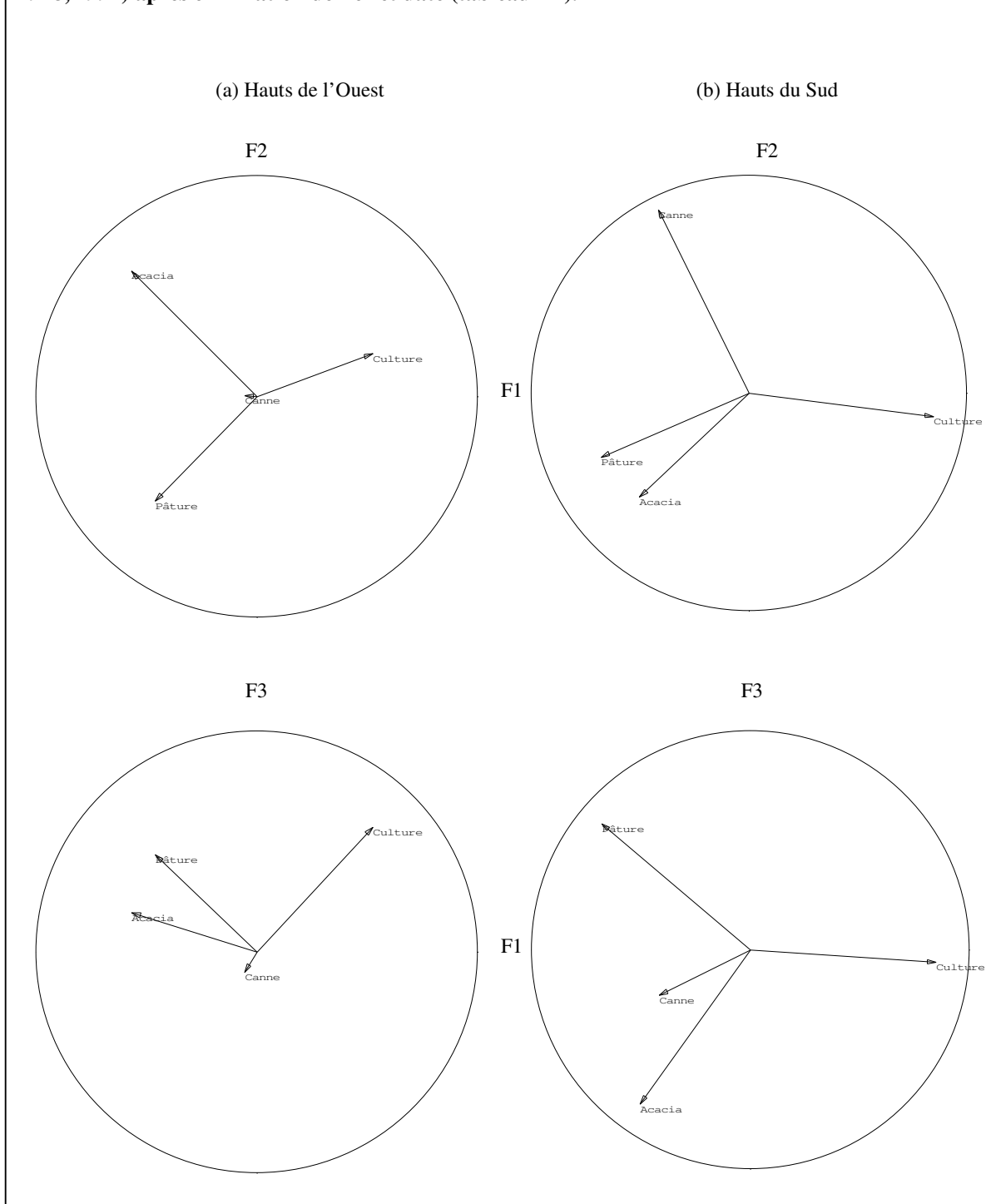


Figure 2.33. Représentation typologique de la dynamique spatio-temporelle de stations de 250 m x 250 m des Hauts de l'Ouest (a) après élimination de l'effet station (typologie de trajectoires), (b) ou après élimination de l'effet date (typologie de structures).

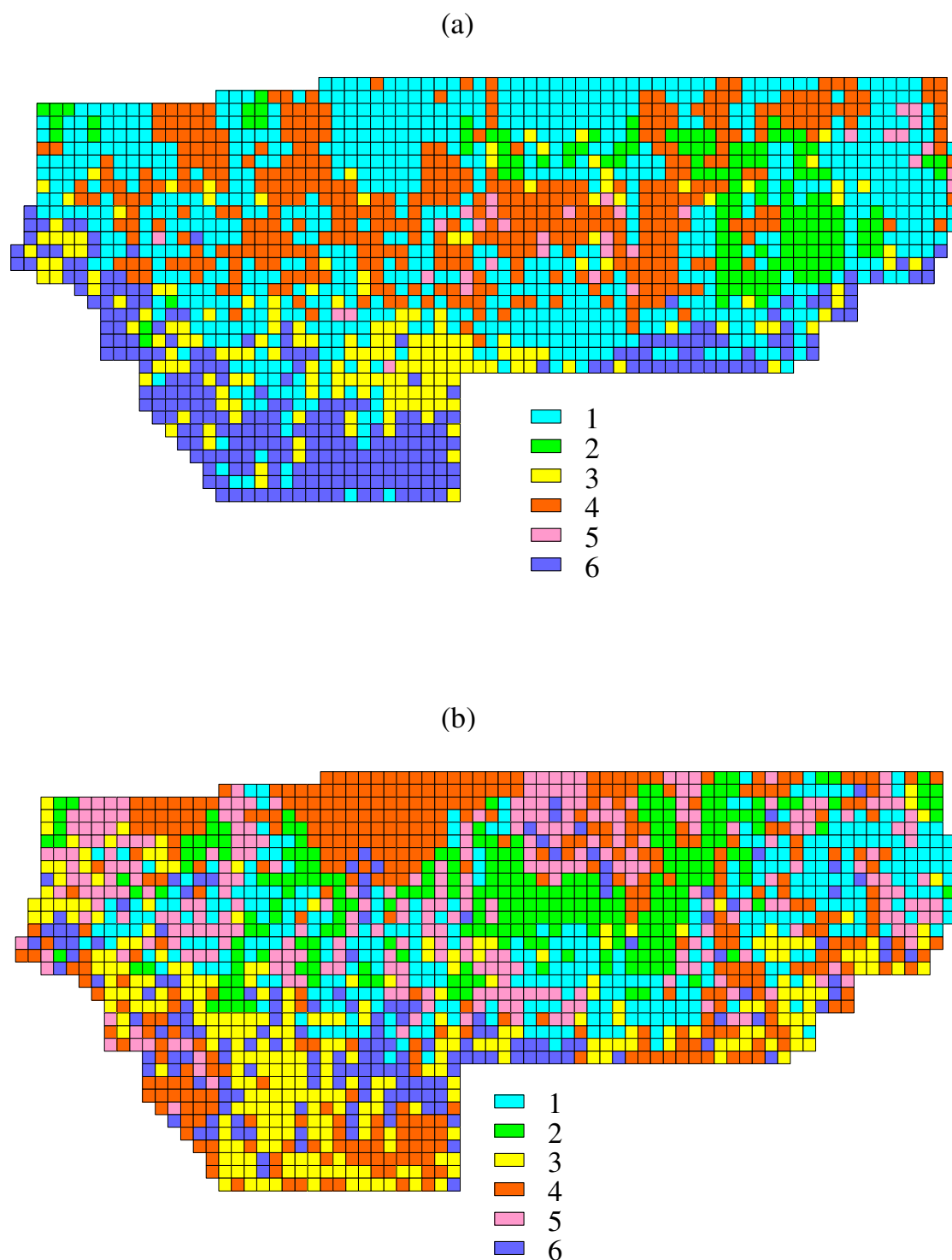
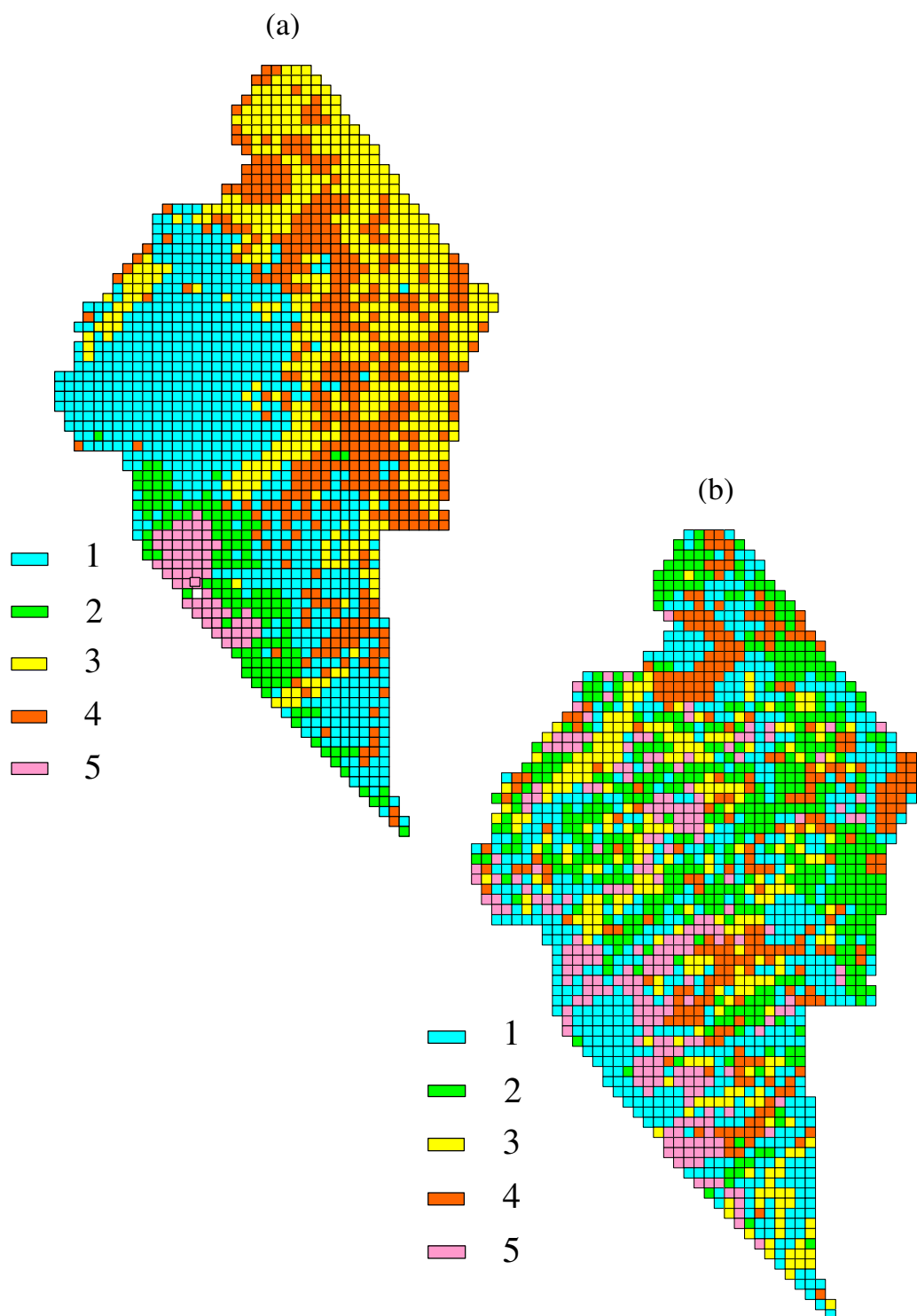


Figure 2.34. Représentation typologique de la dynamique spatio-temporelle de stations de 250 m x 250 m des Hauts du Sud (a) après élimination de l'effet station (typologie de trajectoires), (b) ou après élimination de l'effet date (typologie de structures).



5. TYPOLOGIE DES TRAJECTOIRES

5.1. Structure générale des trajectoires

On observe tout d'abord d'importantes différences dans l'évolution des densités moyennes des quatre types de recouvrement des sols retenus dans l'analyse, aux dates 1950, 1978 et 1997 (*Figure 2.30*). Mais ceci cache évidemment une variabilité des trajectoires au sein de chacune des deux zones étudiées. L'ACP du tableau Y₁ montre elle-même que la structure des trajectoires des stations diffère entre les deux régions étudiées (*Figure 2.31*). Etant donné le faible nombre de variables, on relève sans surprise une forte structuration des données selon le premier plan factoriel qui représente respectivement 60.3 % (Ouest) et 65.9 % (Sud) de l'inertie totale (Tableau 2.3.).

Tableau 2.5. Résultats de l'ACP du tableau Y1 et pour l'Ouest et le Sud : taux d'inertie totale expliqués par les trois premiers facteurs, et coefficients de corrélation des variables aux axes.

		Ouest			Sud		
		F1	F2	F3	F1	F2	F3
Inertie (%)		33.7	26.6	14.3	35.6	30.3	19.5
Corrélation aux axes	Acacia	0.61	-0.68	0.02	0.63	0.35	0.68
	Canne	-0.76	-0.05	-0.46	-0.05	-0.88	0.21
	Culture	-0.37	0.04	0.89	0.76	0.13	-0.52
	Pâture	0.51	0.77	-0.06	-0.67	0.54	0.04

a. Hauts de l'ouest

Dans les Hauts de l'ouest, le premier facteur oppose sur le plan F1-F2 de l'ACP les pâtures à l'acacia et traduit ainsi la dynamique de conversion des friches en pâtures. Sur ce même plan, le deuxième facteur oppose les formes traditionnelles de mise en valeur (canne, cultures sarclées) aux formes plus récentes d'occupation des sols (friches, pâtures). Sur le plan F1-F3, le troisième facteur oppose les deux principaux types de cultures : cultures sarclées et canne.

Cette structuration principale des trajectoires reste conforme aux données historiques, en faveur d'une extension globale des friches et des pâtures, les dernières étant récupérées sur les premières avec les problèmes de durabilité des couvertures prairiales que pose l'existence d'une banque de semences d'acacias dans le sol (Blanfort, 1998). La dualité entre le géranium, qui représente l'essentiel des cultures sarclées, et la canne, se traduit par deux systèmes de faire-valoir différents (faire-valoir direct pour la canne, colonage pour le géranium) et reflète une donnée historique majeure.

b. Hauts du sud

Dans les Hauts du sud, des différences apparaissent par rapport à l'ouest. Sur le plan F1-F2, le premier facteur oppose la canne, particulièrement stable, aux pâtures plus récentes, exprimant la dualité entre une forme pérenne d'occupation des sols et une autre plus récente. Le deuxième facteur oppose sur le même plan F1-F2 les pâtures aux cultures sarclées et à l'acacia, et traduit ainsi une dynamique de conversion des friches mais également des terres agricoles en pâtures. Sur le plan F1-F3, le troisième facteur oppose à nouveau l'acacia aux cultures sarclées.

Dans cette région plus anciennement réorientée sur l'élevage, le poids des pâtures dans les trajectoires apparaît plus important que dans l'ouest.

5.2. Types de trajectoires

De la même manière que pour Y_2 , la CAH réalisée à partir des coordonnées des stations sur les trois premiers facteurs de l'ACP du tableau Y_1 , construit rappelons-le pour éliminer l'effet station (Dolédéc et Chessel, 1987), permet pour les deux régions d'obtenir puis de cartographier une typologie de trajectoires (*Figures 2.33 et 2.34*).

Six types de trajectoires apparaissent nettement distincts à l'ouest et cinq dans le sud. On retrouve dans l'allure moyenne de l'évolution de chacun des modes d'occupation des sols (*Figures 2.34 et 2.35*) les oppositions marquées par les premiers facteurs de l'ACP du tableau Y_1 des trajectoires (*Figure 2.31*). Par exemple, l'opposition entre cultures et pâtures que fait ressortir le premier facteur de l'analyse aussi bien dans l'Ouest que dans le Sud apparaît de manière très claire dans le détail des trajectoires. De la même manière que pour Y_2 , les densités exprimées ci-dessous correspondent à des densités relatives par rapport aux autres formes d'occupation des sols.

a. Les types de trajectoires dans les Hauts de l'Ouest

- (i) *Un déclin agricole constant associé à une densification rapide de l'acacia (Type 1, 41 % du total).* Dans ces nombreuses stations qui se rattachent à cette trajectoire dominante, on assiste à un déclin concomitant de la canne et des autres cultures, sans développement véritable de l'élevage, tandis que l'acacia se densifie rapidement et très fortement, pour atteindre une densité relative de 0.65 en 1997. Cette trajectoire est notamment bien représentée dans la limite supérieure de la zone et apparaît sous la forme de grands taches (*Figure 2.33*).
- (ii) *Une lente récupération des bois d'acacias au profit de l'élevage (Type 2, 8 % du total).* Pour ces stations relativement peu nombreuses, on assiste à une lente conversion de bois d'acacias déjà très présents dès 1950 puisque la densité relative en acacia atteint la valeur de 0.82 à cette même date. Parallèlement, les quelques cultures présentes dans ces stations régressent régulièrement d'une date à l'autre. Ce type de trajectoire est quasiment spécifique de la zone de la Chaloupe Saint-Leu.
- (iii) *Une dualité cultures/canne au profit actuel de la canne (Type 3, 11 % du total).* Ce type de trajectoire est relativement peu représentée et se traduit par une forte régression de la canne entre 1950 et 1978, puis une reprise après 1978, tandis que l'évolution des cultures suit une évolution inverse. L'acacia y reste en densité peu élevée. Ce type de trajectoire s'observe principalement sous la forme d'une tache rattachée à la Saline-les-Hauts, entre 800 et 1000 m environ.
- (iv) *Un effondrement du géranium donnant lieu à une forte reconversion à l'élevage (Type 4, 23 % du total).* Ce type de trajectoire, qui porte sur près du quart des stations, est marqué par un abandon du géranium dont la densité relative passe de 0.89 en 1950 à 0.16 en 1978, pour s'abaisser à 0.04 en 1997. Parallèlement, l'élevage bovin se développe avec un accroissement de la densité relative en pâtures, dont la valeur passe de 0.07 en 1950 à 0.61 en 1997. Ce type de trajectoires s'observe essentiellement entre 1200 et 1400 m, parfois davantage, sur l'ensemble de la zone.
- (v) *Un recul momentané des pâtures au profit de l'acacia (Type 5, 2 % du total).* Ce type de trajectoire très particulière ne porte que sur un petit nombre de stations n'offrant aucune agrégation spatiale. Ponctuellement, la densité relative en pâtures recule avec l'invasion de l'acacia jusqu'en 1978 où l'on observe une inversion de cette tendance.
- (vi) *Un recul de la canne à partir de 1978 (Type 6, 15 % du total).* Cette trajectoire s'observe dans les terroirs canniers de la zone étudiée et donne lieu à une forte agrégation spatiale. La densité

relative en canne y reste supérieure à 0.9 jusqu'en 1978, pour atteindre 0.65 seulement en 1997. Parallèlement, l'acacia se densifie sensiblement, avec une densité quasiment nulle de 1950 à 1978, qui s'élève à 0.20 en 1997.

b. Les types de trajectoires dans les Hauts du Sud

- (i) *Une conversion précoce mais modérée du géranium à l'élevage (Type 1, 37 % du total).* Cette première trajectoire est la plus commune dans les Hauts du Sud. Elle se traduit par un abandon précoce du géranium au profit de l'élevage bovin. Elle concerne des stations fortement agrégées, principalement présentes entre Trois-Mares les Hauts et le bourg de la Plaine des Cafres. La densité relative de l'acacia reste particulièrement stable (entre 0.41 et 0.44) sur l'ensemble de la période étudiée.
- (ii) *Une conversion précoce du géranium à la canne (Type 2, 7 % du total).* Un petit nombre de stations sont représentées par cette trajectoire pour laquelle on observe un effondrement des cultures sarclées qui donne lieu à une reprise de la canne. Les stations correspondantes se situent en limite supérieure de la canne, entre 800 et 1000 m environ. En recul en 1978 par rapport à 1950, l'acacia progresse à nouveau entre 1978 et 1997, mais de manière modérée puisque entre ces deux dates, la densité relative de l'acacia passe de 0.21 à 0.35.
- (iii) *Une conversion précoce et intense du géranium à l'élevage (Type 3, 29 % du total).* Cette trajectoire se rapproche de la première mais elle apparaît de manière beaucoup plus accusée, en relation avec la présence d'une activité d'élevage sur les stations correspondantes dès 1950. A cette date, la densité relative en pâtures s'élève en effet à 0.39, et atteint 0.62 en 1997. Néanmoins, la densité en acacia progresse régulièrement sur l'ensemble de la période étudiée. Cette trajectoire s'observe en altitude élevée principalement entre 1500 et 1700 m.
- (iv) *Une conversion plus tardive et moins intense du géranium à l'élevage (Type 4, 23 % du total).* On se situe ici dans une variante de la trajectoire précédente, le déclin du géranium s'accompagnant d'un développement de l'élevage bovin plus tardif. La densité relative en pâtures passe de 0.35 à 0.51 entre 1978 et 1997. De manière concomitante, l'acacia stagne depuis 1978. Les stations correspondantes sont pour l'essentiel attenantes à des stations de la trajectoire précédente mais se situent dans une marge altitudinale plus réduite.
- (v) *Un déclin de la canne après 1978 (Type 5, 3 %).* Cette trajectoire reste anecdotique dans la mesure où elle ne porte que sur un ensemble de 61 stations. Néanmoins, cette trajectoire correspond à une zone bien délimitée où le déclin de la canne après 1978 s'accompagne d'une densification de l'acacia, dont la densité relative atteint 0.34 en 1997.

Figure 2.35. Hauts de l'ouest : évolution des densités moyennes des variables d'occupation du sol retenues dans l'analyse aux trois dates 1950, 1978 et 1997 pour les six types de trajectoires distingués par la CAH après ACP normée du tableau Y1.

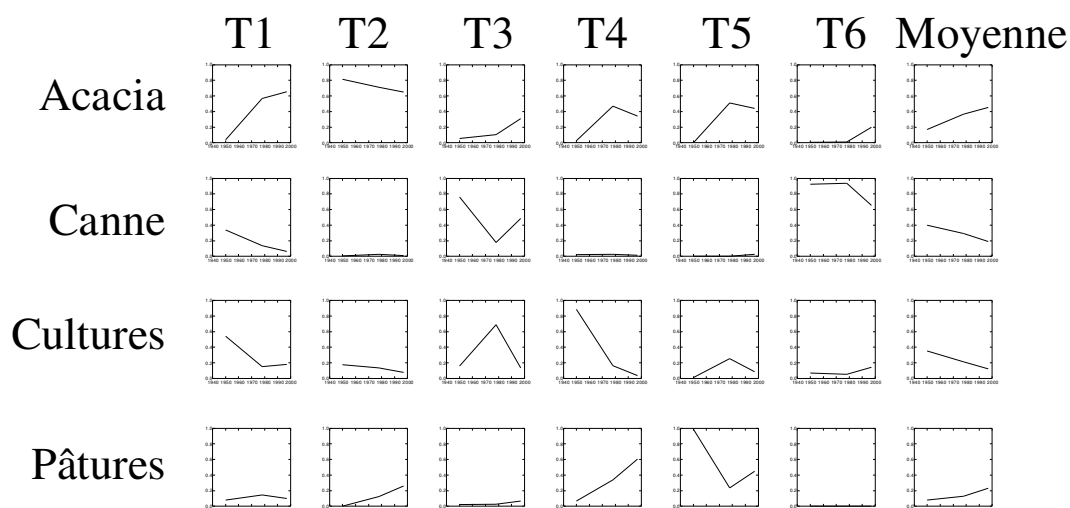
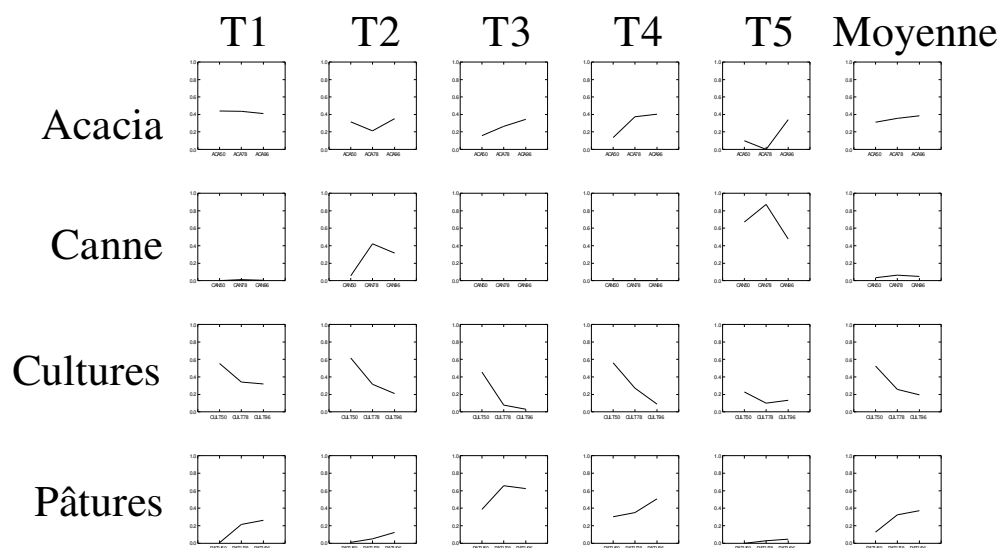


Figure 2.36. Hauts du sud : évolution des densités moyennes des variables d'occupation du sol retenues dans l'analyse aux trois dates 1950, 1978 et 1997 pour les cinq types de trajectoires distingués par la CAH après ACP normée du tableau Y1.



5.3. Distribution des dynamiques selon les types structurels des stations

Le croisement entre les deux typologies présentées permet d'affiner la perception de la dynamique spatio-temporelle de l'invasion. Ce croisement fait en effet apparaître des trajectoires contrastées dans tous les types structurels de stations. Des dynamiques coexistent, certaines d'entre elles apparaissant de manière privilégiée (Figures 2.35 et 2.36).

a. Hauts de l'Ouest

Dans les Hauts de l'Ouest, on observe que la trajectoire 4, qui correspond à un recul momentané des pâtures au profit de l'acacia et ne représente que 2 % des trajectoires, ne domine dans aucun type structurel. Le type structurel 1 marqué par une altitude moyenne, une forte invasion de l'acacia et un caractère pastoral bien affirmé, est le siège de deux trajectoires majeures selon que le déclin agricole se traduise par une densification rapide de l'acacia (trajectoire 1) ou plutôt par une forte conversion à l'élevage (trajectoire 2). Le type structurel 2, qui correspond à des stations d'altitude élevée, une invasion modérée de l'acacia et une forte présence de l'élevage, est animé par une trajectoire prédominante qui correspond à une forte progression de l'élevage en réponse au déclin du géranium, ce qui a pour effet de modérer l'invasion de l'acacia.

Le type structurel 3, caractérisée par sa forte identité agricole, donne lieu à deux trajectoires très contrastées. Il en est de même du type 4, assez hétérogène, qui s'observe à altitude élevée ou basse et est marqué par une forte densité d'acacia ou de canne. Pour la première (trajectoire 1), on relève une forte progression de l'acacia. Pour la seconde (trajectoire 6), on assiste à un recul de la canne au cours des deux dernières décennies. Enfin, le type structurel 6, présent à basse altitude, est très majoritairement concerné par la trajectoire 3 pour laquelle on assiste à un regain de la culture cannière après 1978.

b. Hauts du Sud

Dans les Hauts du Sud, on observe de la même manière que l'une des trajectoires identifiées (trajectoire 5) n'est majoritaire pour aucun des types structurels. Elle est de fait rattachée au type structurel 1 qui reste animé par deux trajectoires principales (1 et 3). Pour une partie de ces stations pour lesquelles on assiste à une forte invasion, on est en situation de conversion précoce mais cependant modérée de la culture du géranium à l'élevage. Pour une autre partie, la même conversion s'opère, mais de façon plus tardive (après 1978) et surtout, de manière peu intense. Cette conversion relativement « molle » en faveur de l'élevage reste insuffisante pour assurer la conversion de l'ensemble des friches peu à peu envahies par l'acacia.

Dans le type suivant, l'élevage apparaît comme une composante structurelle marquée. Ce n'est donc pas surprenant que la trajectoire 3, qui correspond à une conversion précoce de la culture du géranium à l'élevage, soit la plus représentée. La trajectoire 4, qui correspond à une conversion plus tardive et moins intense, concerne un quart de l'ensemble des stations du type structurel 2. Le type structurel 3 étant en quelque sorte une variante altitudinale du type précédent, c'est à nouveau la trajectoire 3 de forte conversion à l'élevage qui domine. Mais s'y adjoint la trajectoire 4 pour laquelle cette conversion apparaît de manière moins dynamique.

Le type structurel 4, représenté par des stations modérément à fortement envahies et dominées par les cultures autres que la canne, donne lieu à des trajectoires également explicites. Pour la première (trajectoire 1), on assiste à une conversion précoce mais modérée du géranium à l'élevage, et donc insuffisante pour juguler l'extension de l'acacia. Pour la seconde (trajectoire 3), cette conversion

précoce est plus marquée et va davantage à l'encontre de l'invasion de l'acacia, mais ne porte cependant que sur un quart des stations.

Le type structurel 5, enfin, est animé de la même dynamique que les groupes 2 et 4. Cependant, la conversion précoce du géranium à l'élevage (trajectoire 1) reste trop modérée pour ce type structurel pour freiner l'invasion qui, de fait, atteint une densité relative élevée. La trajectoire 3, pour laquelle cette conversion précoce est plus intense, et qui est caractérisée par une stagnation de la densité relative en pâtures) à partir de 1978 (*Figure 2.34*), donne lieu à une extension récente de l'acacia.

5.4. Conclusion

Il s'agissait dans cette partie de l'étude d'identifier et de caractériser certaines tendances d'évolution des paysages, en nous plaçant dans un premier temps à l'échelle de la sous-région (Hauts de l'Ouest, Hauts du Sud) , puis dans un second temps à l'échelle de stations de 250 m x 250 m, en prenant en compte sur la base d'un petit nombre de variables d'occupation des sols leurs différences structurelles et dynamiques. A cette échelle dernière, le travail montre une variabilité de tendances qui permettent d'éclairer le processus d'invasion au regard des structures et trajectoires principales qui se manifestent dans l'ensemble de chacune de ces deux sous-régions.

Les Hauts de l'Ouest et du Sud apparaissent fondamentalement différents. Les Hauts du Sud restent bien structurés autour de la conversion du géranium à l'élevage qui s'est opérée de manière précoce et souvent intense. A l'inverse, la structuration des Hauts de l'Ouest apparaît plus diffuse, avec une conversion plus timide et plus tardive du géranium à l'élevage, qui permet à l'acacia de s'étendre dans les friches, et qui paraît imputable à la pratique du colonat partiaire et donc à la faible implication de la population locale dans le choix des spéculations agricoles. L'importance de l'essor de l'élevage dans la dynamique d'extension de *A. mearnsii* laisse envisager les risques écologiques que représenterait l'émergence d'une épidémie bovine importante, qui libérerait de nouveaux espaces dont une partie, sur l'ouest en particulier, recèle encore d'importantes banques de graines.

Les tableaux croisant les types de structures et les types de trajectoires apparaissent particulièrement explicites et montrent bien que les dynamiques d'évolution des stations ne correspondent pas seulement à des grandes tendances géographiques de la sous-région, mais aussi à des différences structurelles qui leurs sont propres. Ces tableaux permettent d'affiner la compréhension du processus d'invasion non plus sur un plan strictement biologique mais en relation avec l'évolution et la distribution des situations agricoles. Ils constituent des références pour l'élaboration de scénarios prédictifs, dans la mesure où les valeurs surlignées correspondent aux trajectoires principales, mais peuvent également s'interpréter comme des « points névralgiques » pour lesquels une modification structurelle des terroirs peut se traduire par des changements particulièrement importants, notamment du point de vue de l'invasion de l'acacia.

L'intérêt méthodologique du travail réalisé dans cette partie de l'étude est manifeste puisque la méthode d'analyse des dynamiques spatio-temporelles utilisée offre l'avantage de séparer les effets structurels des effets temporels (Dolédec et Chessel, 1987). Cette méthode mettant en jeu un petit nombre de critères se présente comme un outil puissant pour obtenir une analyse à la fois synthétique et précise des dynamiques de portions de territoires (Gibon *et al.*, 1995). L'apport méthodologique est particulièrement intéressant dans le cadre de l'étude d'une invasion puisqu'à notre connaissance, la mise en relation de trajectoires d'évolution et de la structure des milieux n'avait jamais été réalisée.

Résumé – Partie II

L'espèce étudiée relève d'un genre qui rassemble des espèces colonisatrices fortement compétitives, et est marquée par l'abondance, la petitesse et une longue dormance des graines. L'allocation des ressources à la reproduction est élevée (davantage que pour *A. dealbata*) et la pollinisation croisée est obligatoire. Bénéficiant ainsi de traits biologiques favorables à la colonisation de perturbations, *A. mearnsii* présente pour La Réunion un indice d'impact écologique élevé.

Une forte variabilité altitudinale s'observe dans les stratégies de reproduction de l'arbre. Le nombre de graines présentes dans une même gousse varie ainsi selon une courbe en cloche, avec un maximum vers 1400 m. La floraison est synchrone le long du gradient altitudinal mais, au-delà d'une forte variabilité au sein d'un même site, se révèle plus abondante aux altitudes élevées. La formation de gousses, qui est marquée par une forte variabilité inter-annuelle, apparaît quant à elle peu synchrone. Un écrêtement de la production de gousses matures se manifeste aux deux bouts du gradient altitudinal, en faveur des zones d'altitude moyenne.

L'alternance d'ambiances humides et sèches favorise la déhiscence des gousses sur l'arbre. La pluie de graines est plus importante à mi-altitude qu'ailleurs, bien qu'elle subit une prédation plus importante du Foudi de Madagascar. Un autre oiseau, l'Hémipode de Madagascar, paraît néanmoins davantage impliqué dans la dispersion de *A. mearnsii* à La Réunion.

Le pouvoir germinatif des semences augmente avec la maturation des gousses et, ce faisant, avec l'éloignement de la graine au pédoncule. L'entrée en dormance est rapide, et apparaît au bout de 5 à 8 jours. Les graines les plus grosses germent plus rapidement, les plus petites graines entrant plus rapidement en dormance. Cette dernière est aisément levée par un traitement thermique, dont le feu, en cohérence avec les pratiques traditionnelles de propagation de l'espèce autrefois assurées par les planteurs de géranium pour ensemençer les jachères.

L'analyse cartographique fait apparaître une structuration en lanières des taches d'acacia, orientées dans le sens de la pente pour des raisons d'organisation du relief et du foncier, et de manière plus marquée au sud qu'à l'ouest. La surface totale des taches d'*A. mearnsii* sur l'île est estimée à entre 5300 ha et 5800 ha. Les surfaces ainsi occupées à l'ouest dépassent de 32 % celles du sud.

De manière générale, on observe à l'échelle de l'île une augmentation régulière des surfaces en acacias pour les trois dates retenues dans l'analyse. Cet accroissement masque des différences régionales : les surfaces stagnent entre 1978 et 1997 dans le sud alors que pendant la même période, leur extension s'est accélérée par rapport à la période 1950-1978. De même, on observe au sud une faible densification des taches d'acacia alors que celle-ci apparaît beaucoup plus forte dans l'ouest.

Globalement, le déclin du géranium et l'essor de l'élevage apparaissent comme deux facteurs antagonistes majeurs dans la dynamique spatio-temporelle de l'acacia. L'importance de l'essor de l'élevage dans la dynamique d'extension de *A. mearnsii* laisse en outre envisager les risques écologiques que représenterait l'émergence d'une épidémie bovine importante, qui libérerait de nouveaux espaces.

Les cartes dressées permettent de visualiser les dynamiques spatio-temporelles en place. Les tableaux croisant les types structurels et les types dynamiques des stations étudiées permettent d'affiner la compréhension du processus d'invasion en relation avec la distribution et l'évolution des situations agricoles. Ils peuvent être utilisés pour l'élaboration de scénarios prédictifs.

Le travail réalisé présente un intérêt méthodologique dans la mesure où la méthode d'analyse des dynamiques spatio-temporelles utilisée permet de séparer les effets structurels des effets temporels. Dans le cadre spécifique du diagnostic d'invasions, la mise en relation de trajectoires d'évolution du milieu et de la structure des milieux n'a semble-t-il jamais été envisagée en-dehors de cette étude.

Partie III.

Conséquences sur la biodiversité des paysages agricoles

L'impact de la colonisation des paysages agricoles par *A. mearnsii* a été évalué à trois niveaux d'organisation majeurs :

- les paysages, au sein desquelles s'agencent diverses formes d'occupation des sols (parcelles cultivées, pâtures, friches, forêts) constituant une gamme d'habitats abritant des espèces animales et végétales ;
- les faciès d'invasion, qui correspondent à des espaces pour lesquels les bois d'acacia présentent une distribution de taches plus ou moins morcelée ;
- les friches, lieux de colonisation des perturbations après abandon de la culture, où s'enchaîne une succession de végétation.

L'utilisation d'indicateurs de biodiversité dans une île où l'altitude représente elle-même un puissant gradient écologique invite à analyser dans quelle mesure ces indicateurs varient eux-mêmes avec l'altitude. Ceci doit permettre, une fois cet effet de l'altitude connu, de s'en affranchir.

Le dispositif d'étude a été conçu de manière à nous positionner à ces trois niveaux d'organisation et, éventuellement, à des niveaux intermédiaires, par tri ou par agrégation de placettes de relevés. La structure des paysages, des faciès d'invasion et des bois, mais également certains éléments d'organisation des paysages (ex : distance du bois à la formation végétale primaire la plus proche), interviennent dans l'analyse.

Dans le contexte insulaire de la Réunion, le statut des espèces (indigène, exotique) reste un élément important de la conduite de l'étude et de l'analyse des résultats. La valeur patrimoniale d'une espèce n'est en effet pas étrangère à son statut. Aussi l'avifaune et la flore indigènes présentes dans les bois d'acacias ont-elles à ce titre reçu une attention particulière.

A. IMPACT SUR L'AVIFAUNE, INDICATEUR DE BIODIVERSITE A L'ECHELLE DES PAYSAGES

1. METHODOLOGIE

1.1. Questions de recherche à la base des analyses

a. Dans quelle mesure l'invasion de l'acacia marque-t-elle la composition de l'avifaune ?

L'objet de cette partie est d'obtenir un gradient de répartition des communautés d'avifaune à l'échelle des unités de paysages rencontrées sur l'ensemble de la côte sous le vent de l'île dans un premier temps (modèle 1), puis au sein des zones envahies dans un second temps (modèle 2), et enfin à l'échelle de paysages colonisés par l'acacia dans un troisième temps (modèle 3). Le positionnement des unités de paysages dominées par la présence d'acacia au sein du modèle 1 permet d'acquérir une vision large de l'impact de l'acacia sur un indicateur de biodiversité envisagé à l'échelle d'un versant. L'élaboration du modèle 2 correspond à un premier changement d'échelle puisque l'on se réfère alors à une frange altitudinale particulière. L'étape ultérieure consiste à choisir un grain beaucoup plus fin au sein de paysages envahis par l'acacia, puis à recourir à différents niveaux d'agrégation pour analyser comment évolue alors la relation entre l'avifaune et son milieu.

A l'échelle d'un versant, l'effet de l'altitude sur la composition de l'avifaune s'ajoute à celui de la composition des paysages proprement dite, ce qui invite à distinguer ces deux effets l'un de l'autre. L'échantillonnage des relevés doit de ce fait nécessairement porter sur un gradient complet de paysages le long d'une progression altitudinale régulière, de manière à pouvoir effectivement isoler chacun des deux effets. Les quatre questions de recherche principales rattachées à cette partie se posent comme suit : (1) quel est l'effet de l'altitude sur la distribution de l'avifaune dans la partie sous le vent de La Réunion ? ; (2) comment s'ordonnent de manière plus intrinsèque les communautés d'avifaune au sein des paysages, connaissant l'effet de l'altitude ? (3) ; comment se situent les paysages à acacias au sein de ce modèle de distribution de l'avifaune ? ; (4) comment s'ordonnent les communautés d'avifaune au sein des faciès d'acacias ?

b. Identifier des gradients écologiques

En tant que communauté biotique sensible à la structure et à l'organisation des paysages, l'ordination de l'avifaune permet une ordination objective dite *a posteriori* de ces paysages le long d'un gradient écologique principal (Prodon et Lebreton, 1981). L'analyse des correspondances permet cette ordination réciproque le long de gradients écologiques, la mosaïque paysagère étant transformée en un continuum écologique (Balent, 1991). L'ordination de relevés ou d'espèces le long d'un gradient permet alors de mesurer des distances écologiques entre relevés ou espèces le long de ce gradient (Balent et Courtiade, 1992).

1.2. Organisation des analyses

a. Types d'analyse requis

Les questions de recherche posées déterminent l'organisation des analyses (Tableau 3.1).

Tableau 3.1. Organisation de l'analyse des données en fonction des questions de recherche liées à l'analyse des relations entre l'avifaune et le milieu.

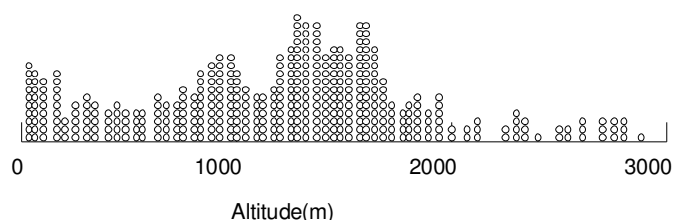
Question de recherche	Types d'analyse
Effet de l'altitude	<ul style="list-style-type: none"> - Analyse de la diversité (richesse spécifique, indice de Shannon, diversité écologique). - Comparaison des descripteurs de richesse (tests non paramétriques). - Corrélation de l'altitude aux scores des relevés sur le premier facteur de diverses analyses multivariées (ACP normée, AFC).
Ordination réciproque de l'avifaune et des types de milieu sur l'ensemble du versant sous le vent	<ul style="list-style-type: none"> - Calcul du profil moyen de milieu pour chaque espèce. - Ordination des relevés par ACP normée. - Analyse factorielle des correspondances.
Place de l'acacia dans le modèle d'ordination réciproque avifaune - paysage	<ul style="list-style-type: none"> - Typologie des milieux par CAH à partir de l'AFC. - Contribution de la densité d'acacia à la constitution des axes de l'AFCVI. - Analyses interclasses avec élimination d'effets (altitude, type de milieu, densité d'acacia)
Ordination de l'avifaune dans la frange altitudinale envahie	<ul style="list-style-type: none"> - Analyse de la diversité. - AFCVI restreinte.

Tableau 3.2. Stratification de la zone à échantillonner.

Les types de paysages utilisés pour la stratification sont la savane (S), les espaces canniers (C), les zones de cultures de diversification (D), les zones de friches agricoles y compris les bois d'acacias (FA), les pâtures (P), les forêts de bois de couleurs (BC), les forêts plantées (FP), la tamarinaie (T) et les landes à éricacées (L).

Strates d'altitude	Types de paysages	Nombre de relevés à effectuer	Nombre de relevés effectués
0-500 m	SH, SA, C	60	67
500-1000 m	C, D	40	78
1000-1500 m	D, FA, P, BC, FP, T	120	135
1500-2000 m	FA, BC, P, FP, T	100	96
2000-2500 m	L	20	17
2500-3000 m	L	20	17
Total		360	410

Figure 3.1. Histogramme des fréquences de relevés d'avifaune en fonction de l'altitude



b. Critères de stratification et échantillonnage

Le choix des méthodes de relevés importe car les résultats d'une ordination de relevés ou d'espèces sont très sensibles au soin apporté dans l'élaboration de l'échantillonnage (Prodon et Lebreton, 1994). Il est nécessaire de bien échantillonner les milieux homogènes (Prodon et Lebreton, 1981), en veillant à ce que tous les types de milieux soient représentés au sein de l'échantillon pour que les gradients obtenus soient le plus large possible (Balent et Courtiade, 1992). Aussi a-t-il semblé pertinent, après avoir stratifié le milieu, de procéder à des relevés organisés par transects altitudinaux de manière à systématiser l'échantillonnage. Dans les conditions réunionnaises, l'altitude constitue *a priori* le premier facteur de variabilité des communautés biotiques et des paysages naturels ou anthropiques. Elle a été retenue comme critère majeur de stratification. Six tranches d'altitude d'une amplitude de 500 m ont été distinguées. Ce découpage paraît suffisant pour obtenir une stratification satisfaisante des grands paysages, ce qui est confirmé *a posteriori* (Tableau 3.2.).

Des basses aux hautes altitudes, sept grands types de paysages se rencontrent sur la partie sous le vent de l'île : la savane (S), les espaces cannières (C), les zones de cultures de diversification (D), les zones de friches agricoles (FA), les pâtures (P), les forêts de bois de couleurs (BC), les forêts plantées (FP), la tamarinaie (T) et les landes à éricacées (L). Pour chaque strate altitudinale, on a noté le nombre de types de paysages en présence (Tableau 3.2), en prévoyant au minimum 20 relevés par type de paysage et par strate, soit $18 \times 20 = 360$ points. Au cours des campagnes de relevés, les strates 500-1000 m et 1000-1500 m ont été légèrement sur-échantillonnées au profit de relevés supplémentaires où l'acacia était présent. L'échantillon complet porte sur 410 relevés. Une autre campagne de relevés réalisée début 1998 a porté sur 4 terroirs de 2 km x 2 km divisés chacun en 64 mailles de 250 m de côté. L'objet était alors de nous positionner ainsi au niveau de faciès d'invasion *a priori* très différents.

1.3. Recueil des données

a. La méthode des points d'écoute

La méthode des points (ou stations) d'écoute consiste à compter tous les oiseaux vus ou entendus au sein d'un espace observé à partir d'un point fixe. La répétition des observations sur plusieurs points permet d'étudier les communautés d'oiseaux au sein d'une zone d'étude. Essentiellement utilisée en France et en Amérique, cette méthode fournit des abondances relatives (Bibby *et al.*, 1992). Son avantage sur les transects est de permettre une répartition plus aléatoire des relevés et l'étude plus commode des caractéristiques d'habitat des communautés d'oiseaux pour des paysages à grain fin (Bibby *et al.*, 1992). Elle est par contre mal adaptée aux espaces ouverts où les espèces passent plus souvent inaperçues, d'autant que les oiseaux évoluant au sol y sont plus nombreux.

Les points d'écoute ont une durée variable : 3 mn (Farina, 1997), 10 mn (Blake, 1987 ; Hagan *et al.*, 1997) ou 20 mn (Blondel *et al.*, 1970) selon les problématiques, les situations géographiques et les échelles d'approche. La majorité des contacts est assurée pendant les premières minutes et le risque est, passé un certain délai, de comptabiliser deux fois les mêmes individus ou bien des oiseaux en déplacement. L'Indice Ponctuel d'Abondance (IPA) utilisé en France (Blondel *et al.*, 1970), basé sur une observation de 20 mn, est critiqué pour cette raison (Bibby *et al.*, 1992). Une estimation effectuée en cours de campagne sur les 120 premiers points d'écoute et sur les espèces contactées au moins 20 fois, montre qu'entre 74 % et 89 % des effectifs finaux sont contactés au bout de 15 mn, ce qui paraît satisfaisant. Cependant, cela n'est plus vrai pour les espèces rares, parfois notées au cours des cinq dernières minutes d'observation. En revanche, pour les espèces très mobiles comme *Zosterops borbonicus*, l'augmentation du temps d'observation concourt à surestimer les effectifs, contrairement aux espèces peu mobiles et aisément contactées comme *Foudia madagascariensis* (Figure 3.3.).

Figure 3.2. Carte de situation de la zone (deux parties) retenue pour l'étude des liens avifaune - paysage.

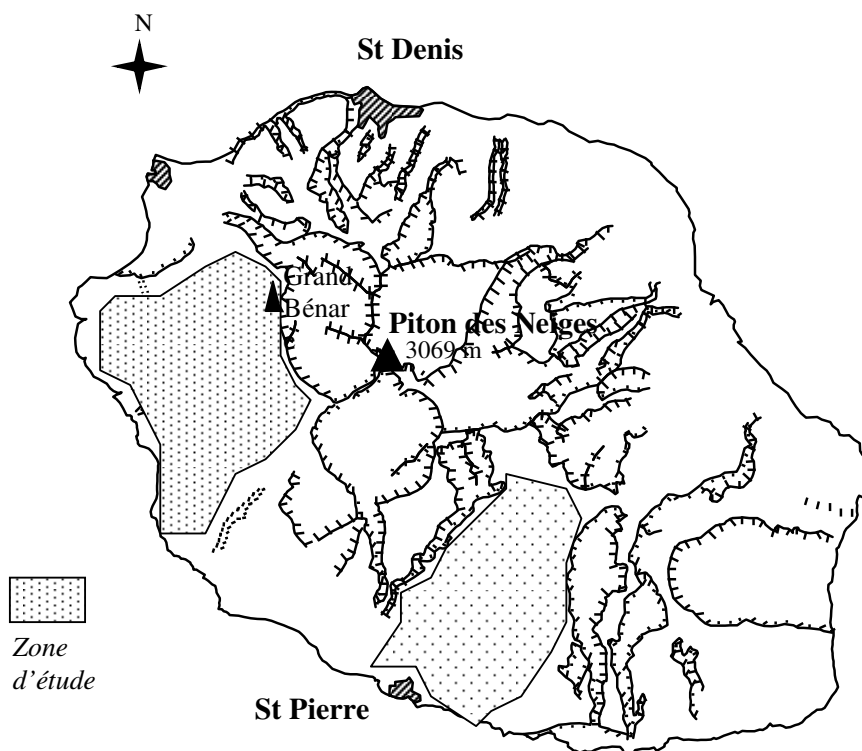
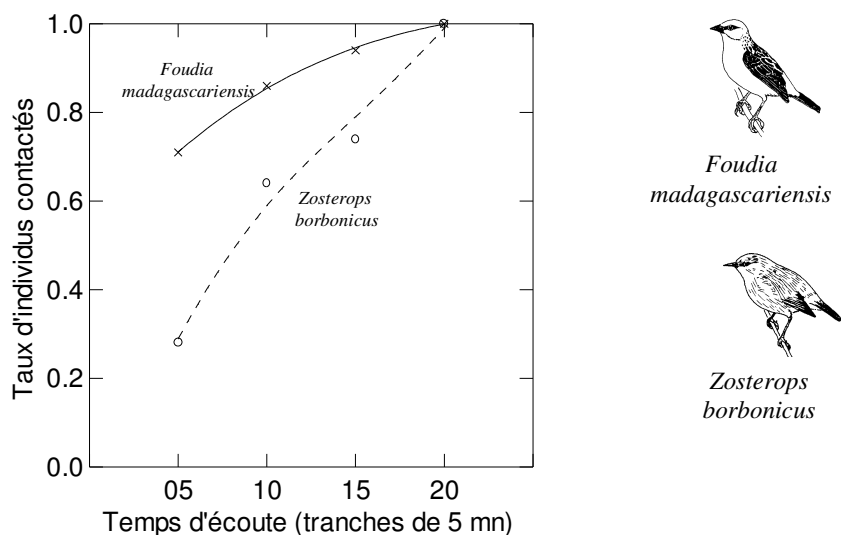


Figure 3.3. Evolution du taux moyen d'individus contactés de 5 mn en 5 mn pour le Foudi de Madagascar (*Foudia madagascariensis*) et l'Oiseau-lunettes gris (*Zosterops borbonicus*), pour un échantillon de 120 point d'écoute. La première espèce, peu mobile et très visible, est contactée très rapidement et les effectifs s'orientent vers un pallier. Par contre, la seconde, plus mobile, de nature plus discrète et moins visible, suit une progression régulière sans pallier, laissant envisager que des individus sont pris en compte deux fois ou bien sont comptabilisés alors qu'ils ne font que traverser la station étudiée.



De même, la taille moyenne du territoire de chaque espèce détermine la détectabilité de l'oiseau dans un rayon arbitrairement déterminée. Enfin, l'utilisation de cette méthode suppose qu'aucune espèce n'est attirée par l'observateur et que toutes les espèces sont détectables (Bibby *et al.*, 1992). Cela n'est pas tout à fait le cas dans cette étude, avec *Saxicola tectes* qui est attiré par l'observateur (Barré, 1983), et le caractère discret de *Coturnix chinensis* et de *Perdicula asiatica* (Barré *et al.*, 1996). Mais le point d'écoute reste un compromis aisé à mettre en œuvre, face à la variabilité de la détectabilité des différentes espèces dans le temps (en fonction de la saison, de l'heure et de la durée d'observation) et dans l'espace (selon le comportement spatial des oiseaux, la taille des territoires et le rayon de détection). Son intérêt est de permettre d'obtenir beaucoup de relevés en peu de temps.

b. Application aux campagnes de relevés

Les relevés d'avifaune ont été réalisés pour 410 points d'échantillonnage, entre 20 m et 2880 m d'altitude, sauf pour la partie supérieure du Piton des Neiges (Figure 3.2.). Les observations ont été réalisées du 24 février au 11 avril puis du 8 au 12 décembre 1997, ainsi que du 25 mars au 6 avril 1998 pour l'Ouest et le Sud, puis du 15 au 24 février 1999 pour la partie sommitale du Piton des Neiges. Les relevés ont été effectués de 5h 30 à 10 h 30, et ont été suspendus quand les conditions devenaient défavorables (pluie, vent). Pour chaque point, toutes les espèces terrestres ont été consignées sur une fiche, avec une durée d'écoute de 20 mn jusqu'à 2850 m (Grand Bénare), et de 10 mn au-delà (partie sommitale du Piton des Neiges, représentant 14 points pour des espèces aisément détectables), l'accès devenant plus difficile. N'ont été comptabilisés que les oiseaux vus ou entendus dans un rayon de 150 m autour du point central d'observation, soit une aire de 7.065 ha. Les oiseaux en vol n'ont été notés que s'ils présentaient un comportement de chasse, attestant de leur rattachement au point de relevé. Les relevés ont été notés en présence et en indice d'abondance, un coefficient multiplicateur égal à 2 ayant été affecté aux mâles chanteurs si leur femelle n'était pas directement observée et comptabilisée. Ce coefficient reste égal à 1 si mâle et femelle chantent de manière indistincte¹.

c. Mesure des descripteurs du milieu

Les points ont été reportés sur des cartes IGN au 1 : 25 000. L'altitude a été notée d'après les courbes de niveau des cartes, là où routes et sentiers permettent de se repérer. Sur les parties élevées du Piton des Neiges et du Grand Bénare où les repères physiques sont rares, l'altitude a été notée à l'aide d'un altimètre électronique ALPIN EL (sensibilité de 5 m). La distribution des points avec l'altitude est exprimée par la figure 3.1. Ayant eu recours à un lissage des courbes de répartition des espèces, nous avons supposé que la dispersion de chaque espèce d'oiseau le long du gradient altitudinal s'effectue de manière continue, c'est-à-dire que chaque espèce est potentiellement présente à toutes les altitudes comprise entre ses altitudes maximales et minimales dans la mesure où les habitats lui sont favorables.

d. Description des paysages

Les descripteurs utilisés pour caractériser les unités de paysages correspondantes sont les taux de projection au sol des unités suivantes : bois d'acacias monospécifiques (ACDE), bois d'acacias ayant colonisé des forêts primaires dégradés (ACMI), bois de couleurs (BOCO), landes à éricacées ou *branles* (BRAN), canne (CANN), cultures de diversification (CULT), fourrés et friches d'exotiques envahissants (FOUR), friches récentes occupées par des plantes herbeuses (FRBA), pâtures (PATU), peuplements sylvicoles exotiques de filaos ou cryptomérias (PEEX), savane arborée (SAAR), savane herbeuse (SAHE), formation à tamarins des Hauts (TAMA), et espaces urbanisés ou constructions (URBA). Les taux d'occupation relative de ces différentes unités ont été établis après report sur SIG des unités étudiées, en se référant aux photos aériennes au 1 : 5 000 réalisées à partir d'un hélicoptère.

¹ Ces éléments très précis portant sur le chant des oiseaux de La Réunion m'ont été fournis par Yves-Michel De Viviès, ornithologue amateur.

Tableau 3.3. Distribution altitudinale de l'avifaune (N : nombre de relevés où l'espèce est observée ; X_m : altitude moyenne (m) ; E_c : écart type ; X_{med} : altitude médiane (m) ; X_{max} : altitude maximale (m) ; X_{max}^* : altitude maximale donnée par Barré et al. (1996) ; X_{min} : altitude minimale (m) ; A.N. : amplitude de niche.

Nom scientifique	Nom commun	Code	N	$X_m \pm E_c$	X_{med}	X_{max}	X_{max}^*	X_{min}	A.N.
<i>Perdica asiatica</i>	Perdica rousse-gorge	PEAS	17	120 \pm 66	90	290	-	50	0.027
<i>Francolinus pondicerianus</i>	Francolin gris	FRPO	2	128 \pm 81	128	185	-	70	0.149
<i>Ploceus cucullatus spilonotus</i>	Tisserin gendarme	PLCU	45	656 \pm 424	770	1645	-	65	0.036
<i>Pycnonotus jocosus</i>	Bulbul orphée	PYJO	86	791 \pm 369	850	1690	900	65	0.142
<i>Turnix nigricollis</i>	Hémipode de Madagascar	TUNI	47	806 \pm 546	790	1700	1660	20	0.109
<i>Lonchura punctulata</i>	Capucin damier	LOPU	1	820 \pm 0	820	820	-	820	0.000
<i>Geopelia striata</i>	Géopélie zébrée	GEST	126	834 \pm 441	925	1620	1500	20	0.093
<i>Phedina borbonica borbonica</i>	Hirondelle de Bourbon	PHBO	3	958 \pm 506	890	1495	2400	490	0.437
<i>Estrilda astrild</i>	Bec-de-corail ondulé	ESAS	116	989 \pm 443	935	1840	2000	60	0.063
<i>Coturnix chinensis</i>	Caille peinte	COCH	1	1010 \pm 0	1010	1010	-	1010	0.000
<i>Foudia madagascariensis</i>	Foudi de Madagascar	FOMA	310	1037 \pm 525	1118	2250	2000	20	0.177
<i>Circus maillardi maillardi</i>	Busard de Maillard	CIMA	9	1057 \pm 176	1025	1370	2200	800	0.105
<i>Acridotheres tristis</i>	Martin triste	ACTR	208	1074 \pm 534	1055	2400	-	185	0.121
<i>Collocalia francica</i>	Salangane des Mascareignes	COFR	77	1074 \pm 354	990	1840	3069	20	0.088
<i>Passer domesticus</i>	Moineau domestique	PADO	98	1086 \pm 454	1065	1960	-	20	0.065
<i>Streptopelia picturata</i>	Tourterelle malgache	STPI	40	1231 \pm 505	1290	2150	1500	100	0.152
<i>Coturnix coturnix africana</i>	Caille des blés	COCO	42	1250 \pm 323	1245	1700	2000	320	0.065
<i>Terpsiphone bourbonensis bourbonensis</i>	Terpsiphone de Bourbon	TEBO	19	1306 \pm 215	1310	1680	1850	900	0.203
<i>Zosterops borbonicus borbonicus</i>	Oiseau-lunettes gris	ZOBO	258	1339 \pm 533	1368	2700	2750	60	0.295
<i>Zosterops olivaceus</i>	Oiseau-lunettes vert	ZOOL	45	1391 \pm 373	1400	2600	2400	620	0.241
<i>Hypsipetes borbonicus</i>	Bulbul de La Réunion	HYBO	69	1398 \pm 264	1400	2560	2080	620	0.170
<i>Margaroperdix madagascariensis</i>	Perdrix de Madagascar	MAMA	5	1528 \pm 180	1540	1705	2400	1240	0.018
<i>Saxicola tectes</i>	Tarier de La réunion	SATE	230	1558 \pm 470	1515	2880	3069	270	0.279
	Moyenne / espèces indigènes		-	1222	1223	2130	-	341	0.171
	Moyenne / espèces exotiques		-	885	904	1644	-	213	0.071
Test de Mann-Whitney	Somme des rangs / indigènes		-	134.5	134.0	129.5	-	120.5	143.5
	Somme des rangs / exotiques		-	55.5	56.0	60.5	-	69.5	46.5
	U		-	68.5	68.0	63.5	-	54.5	77.5
	P		-	0.043	0.047	0.107	-	0.381	0.006

2. RESULTATS : VARIATION ALTITUDINALE DE LA COMPOSITION DE L'AVIFAUNE

2.1. Répartition des espèces le long du gradient

a. Positions altitudinales moyennes : une occupation discontinue du gradient

Les principaux résultats sont reportés sur le tableau 3.3. Ces valeurs doivent être considérées comme saisonnières, des mouvements altitudinaux pouvant s'opérer au cours de l'année, les saisons fraîches étant favorables à une descente des oiseaux vers des altitudes basses (Barré *et al.*, 1996; Mandon-Dalger *et al.*, 1999). Les altitudes moyennes et médianes sont fortement corrélées ($r = 0.988$, $p < 0.0005$), ce qui atteste de la pression satisfaisante de l'échantillonnage sur l'ensemble des espèces. Seul *Ploceus cucullatus spilonotus* présente un écart supérieur à 100 m (114 m) entre la moyenne et la médiane des altitudes où il a été observé. Ceci est en partie lié à sa présence discontinue le long de la bande altitudinale qu'il occupe, cet oiseau nichant en colonies le plus souvent à proximité de points d'eau.

Le report de la moyenne et de l'écart type de chaque espèce le long du gradient altitudinal montre une occupation discontinue de ce gradient par l'avifaune sur la partie sous le vent de l'île (Figure 3.4). Cette discontinuité est en partie liée à la pauvreté des espèces d'oiseaux terrestres à La Réunion. On observe également la pauvreté biologique aux extrêmes altitudinaux, tout particulièrement à basse altitude. Le remplacement des milieux forestiers primaires de basse altitude par la monoculture de la canne, ainsi que le développement des infrastructures urbaines expliquent probablement que dans la partie sous le vent de La Réunion, aucune espèce d'oiseau n'ait sa position altitudinale moyenne entre 128 et 791 m. A l'inverse, les parties de l'île situées entre 1000 et 1500 m, et tout particulièrement aux environs de 1000 m, sont particulièrement riches. Les moyennes et les écarts types des altitudes des différentes espèces d'oiseaux sont tels qu'il n'y a renouvellement continu de l'avifaune avec l'altitude qu'à partir de 300-400 m.

Entre 200 et 300 m, un vide s'observe, les segments représentant les écarts-types ne se recouvrant pas (Figure 3.4.). On ne peut en conclure l'absence d'oiseaux puisque la densité y atteint 5.1 individus par hectare (pour une valeur non significativement différente de 7.1 individus sur l'ensemble du gradient) et la richesse spécifique est de 4.8 espèces pour une moyenne totale également non significativement différente de 4.5 espèces. En revanche, cette bande altitudinale n'est concernée par aucune gamme de *preferendum* des oiseaux terrestres, en raison probablement de la pauvreté des ressources (notamment en eau) et de la simplification de l'habitat (savane herbeuse).

Les moyennes altitudinales permettent de distinguer six assemblages d'espèces. *Perdicula asiatica* et *Francolinus pondicerianus* forment un premier groupe éloigné des autres en tant qu'oiseaux occupant préférentiellement les zones de très basse altitude. Ce sont les deux seules espèces d'oiseaux terrestres non rencontrées au sein des unités de paysages où *A. mearnsii* est commun. *Ploceus cucullatus* est isolé, positionné en moyenne à 656 m d'altitude. Les quatre espèces du groupe suivant sont présentes en moyenne entre 791 et 834 m. Ce sont *Pycnonotus jocosus*, *Turnix nigricollis*, *Lonchura punctulata* et *Geopelia striata*. Le troisième groupe, d'effectif le plus important, recouvre huit espèces dont les moyennes altitudinales sont rassemblées entre 958 et 1086 m, soit une bande altitudinale de moins de 130 m. Ces huit espèces sont *Phedina borbonica borbonica*, *Estrilda astrild*, *Coturnix chinensis*, *Foudia madagascariensis*, *Circus maillardi maillardi*, *Acridotheres tristis*, *Collocalia francica* et *Passer domesticus*. Les six espèces suivantes sont en moyenne localisées entre 1231 et 1398 m. Ce sont *Streptopelia picturata*, *Coturnix coturnix africana*, *Terpsiphone bourbonensis*, *Zosterops borbonicus*, *Zosterops olivaceus* et *Hypsipetes borbonicus*. Un dernier groupe abrite deux espèces de haute altitude, *Margaroperdix madagascariensis* et *Saxicola tectes* dont les moyennes altitudinales sont respectivement situées à 1528 et 1558 m. Les six groupes sont respectivement distants les uns des autres de 528, 135, 124, 145 et 130 m.

b. Amplitude altitudinale

Chez les espèces indigènes, *Zosterops borbonicus* possède la plus forte amplitude altitudinale (2640 m, soit 86.0 % du gradient total). Pour les oiseaux exotiques, la plus forte valeur est atteinte par *Acridotheres tristis* (2380 m, 77.5 %). Les amplitudes altitudinales de même que les altitudes maximales et minimales ne diffèrent pas de manière significative entre les espèces indigènes et les espèces exotiques. Par contre, les espèces indigènes ont une moyenne altitudinale et une amplitude d'habitat significativement plus élevée (Tableau 3.3).

L'altitude maximale des espèces et leur amplitude altitudinale sont fortement corrélées ($r = 0.844$, $p < 0.000$). A la faveur de rapprochements réalisés entre les gradients latitudinaux et altitudinaux, cela évoque la règle de Rapoport selon laquelle les espèces de latitude élevée ont une tolérance environnementale plus forte et occupent une gamme latitudinale plus importante que les espèces de basse latitude (Rahbek, 1995). Au plan biologique, cela peut s'interpréter comme la nécessité pour une espèce soumise aux contraintes de haute altitude d'étendre son amplitude d'habitat pour maintenir une population viable¹. Cette forte corrélation peut se rapprocher du fait que le taux d'endémisme au sein de l'avifaune en milieu insulaire est lié à l'altitude maximum de l'île (Adler, 1994). Les étages les plus élevés sont proportionnellement plus riches en espèces endémiques que les étages de basse altitude, et donc davantage peuplés en espèces à large amplitude altitudinale. Ceci est d'autant plus vrai qu'à La Réunion, une partie de l'avifaune indigène a disparu en basse altitude.

c. Amplitude d'habitat

L'amplitude d'habitat (ou amplitude de niche) a été calculée selon la méthode proposée par Chessel et Prodon (1982). Dans l'AFC de référence, les espèces ont été notées en présence-absence. On observe une décroissance régulière de l'amplitude d'habitat des espèces ou sous-espèces endémiques (*Zosterops borbonicus* : 0.295 ; *Saxicola tectes* : 0.279 ; *Zosterops olivaceus* : 0.241 ; *Terpsiphone bourbonensis* : 0.203) vers les espèces indigènes non endémiques (*Foudia madagascariensis* : 0.177 ; *Sterptopelia picturata* : 0.152) , puis vers les espèces exotiques. Seuls *Hypsipetes borbonicus* (0.170) et *Circus maillardi* (0.105), tous deux endémiques mais de faible amplitude d'habitat, dérogent à cette tendance. Cette situation de confinement d'habitat pour ces deux espèces est sans doute à mettre en relation avec la pression de braconnage qu'elles subissent toutes les deux. Parmi les espèces exotiques, l'amplitude d'habitat est la plus élevée pour *Pycnonotus jocosus* (0.142) et *Acridotheres tristis* (0.121). Ces deux espèces au régime essentiellement frugivore sont aptes à coloniser une gamme élevée de milieux, à l'exception toutefois des espaces forestiers sans clairières ou pistes pour lesquels l'envergure de l'oiseau constitue un handicap. Parmi les oiseaux indigènes, l'amplitude d'habitat la plus élevée est observée chez *Zosterops borbonicus* (0.295), que l'on pourrait classer dans la guildes des *foliage gleaners* insectivores (Brosset, 1997), bien qu'incluant également des fruits dans leur régime alimentaire (Rivière, comm. pers.).

¹ Cependant, comparant la distribution altitudinale des oiseaux et de plusieurs groupes de mammifères dans les Andes, Patterson et ses collaborateurs ont montré que cette règle n'était pas toujours valable pour les oiseaux (Patterson *et al.*, 1998).

Figure 3.4. Distribution des altitudes moyennes des différentes espèces moyennes (écarts types représentés en traits verticaux). Six groupes sont distingués sur la figure selon leurs affinités altitudinales. Voir tableau 3.3 pour la signification des codes.

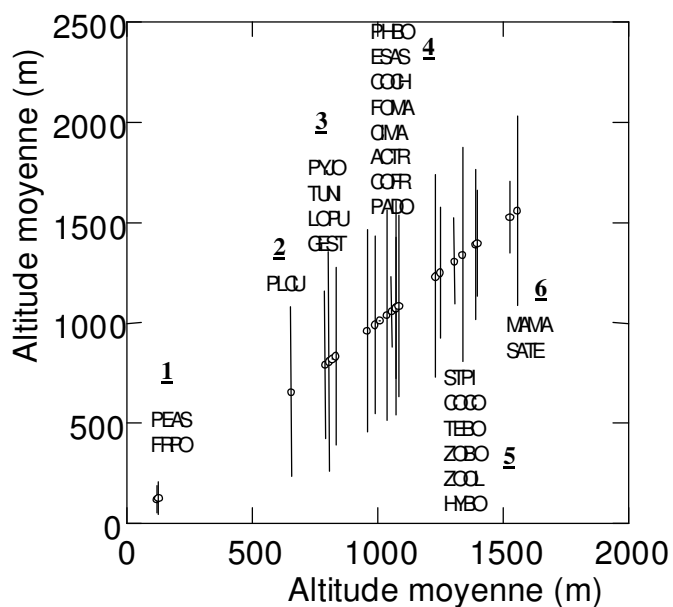
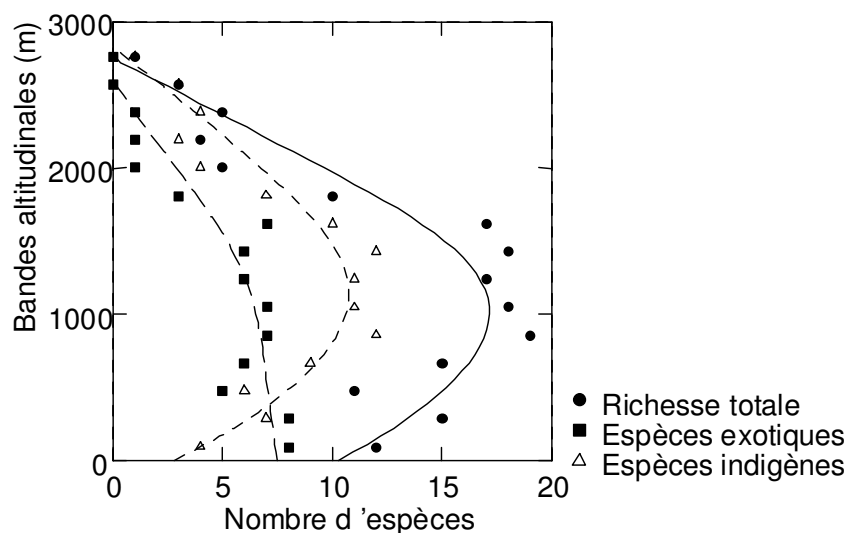


Figure 3.5. Variation de la richesse de l'avifaune avec l'altitude, selon le statut biogéographique des espèces. La richesse en espèces indigènes a un profil en cloche tandis que la richesse en espèces exotiques décroît de manière monotone avec l'altitude.



On observe une forte corrélation entre l'altitude maximum et l'amplitude d'habitat ($r = 0.737$, $p < 0.000$). Cela signifie que les espèces rencontrées dans les milieux extrêmes, que représentent les habitats de haute altitude, présentent une plasticité d'habitat (et donc d'altitude) élevée. Ce sont des espèces indigènes (*Zosterops borbonicus*, *Saxicola tectes*) qui, au cours de leur colonisation à partir de souches malgaches, ont accru leur amplitude d'habitat, phénomène courant en milieu insulaire (Blondel *et al.*, 1988). Enfin, l'amplitude d'habitat et l'altitude sont inversement corrélées ($r = -0.671$, $p < 0.000$). Cela signifie que globalement, l'amplitude d'habitat des oiseaux rencontrés tend à décroître avec l'altitude, ce qui est à relier avec la présence d'exotiques (plutôt généralistes) à faible altitude et d'indigènes en altitude élevée.

2.2. Variation de la richesse spécifique avec l'altitude

a. La variation altitudinale de la richesse diffère selon le statut biogéographique des communautés

Les altitudes ont été regroupées en 15 bandes altitudinales équivalentes entre 20 m et 2880 m qui correspondent aux deux points d'écoute extrêmes sur le gradient d'altitude. La variation de la richesse spécifique avec l'altitude s'exprime très différemment entre les espèces indigènes et exotiques (Figure 3.5). Les premières espèces sont en effet liées à l'occupation ancienne d'un milieu forestier par la suite rejeté en altitude, et les secondes occupent principalement les ouvertures créées par les grands défrichements agricoles. Le caractère ainsi localisé des grandes perturbations participe au fait que la répartition altitudinale des communautés n'obéit pas à un modèle général (Lawton *et al.*, 1998; Rahbek, 1995). Si la richesse en espèces exotiques décroît assez régulièrement et de manière presque linéaire sur l'ensemble du gradient ($r = -0.887$, $p < 0.000$), la richesse en espèces indigènes et la richesse globale présentent chacune une courbe en cloche, leurs maximums respectifs se situant légèrement au-dessus de 1000 m. Un caractère commun observé entre les espèces exotiques et indigènes est la diminution monotone de la richesse avec l'altitude pour les zones forestières, phénomène déjà observé en d'autres lieux (Patterson *et al.*, 1998).

Le fait que les espèces indigènes se situent en moyenne plus en altitude que les exotiques peut être imputé simultanément ou non (1) à la destruction des forêts primaires des étages inférieurs et à la disparition concomitante des espèces indigènes inféodées aux habitats correspondants, (2) à l'obligation pour les espèces indigènes non disparues de s'établir au sein d'habitats suboptimaux, (3) à une compétition exercée par les espèces exotiques. L'ampleur des défrichements et prélèvements effectués dans les zones de basse altitude, ayant conduit à la disparition de la moitié du cortège aviaire initial, invite à considérer la première hypothèse comme la plus probable. Il est d'ailleurs possible que d'autres espèces indigènes, notamment des passériformes, non décrites par les premiers navigateurs parce qu'occupant des habitats moins explorés, aient également disparu de zones d'altitude plus élevée (Cheke, 1987). La seconde hypothèse est également plausible et peut être liée, outre la destruction d'habitats primaires, à une pratique intense du braconnage (Barré *et al.*, 1996) et à l'effet de maladies aviaires. Cela pourrait ainsi expliquer que *Saxicola tectes*, commun dans les milieux ouverts de haute altitude, soit absent en basse altitude (Cheke, 1987).

b. La richesse spécifique et l'abondance sont fortement corrélées

La troisième hypothèse invoquant un effet de compétition des espèces exotiques sur les espèces indigènes paraît plus discutable. Au sein de l'ensemble des relevés, une corrélation élevée s'observe entre la richesse spécifique et l'abondance² ($r = 0.974$, $p < 0.001$), ce qui semble montrer que la compétition interspécifique joue peu sur la répartition des espèces dans l'espace. Cette corrélation positive élevée observée entre l'abondance et la richesse montre que cette dernière n'est pas sous-

² Comme cela est souvent constaté (Blanfort, 1998), l'indice de Shannon et l'abondance sont également fortement corrélés ($r = 0.932$, $p < 0.001$).

tendue par des compétitions interspécifiques. Ce type de résultat n'est pas conforme aux prédictions du cycle des taxons selon lequel les exotiques continentaux conduisent les espèces indigènes à se retirer dans les milieux forestiers intérieurs par le biais de la compétition (Brown, 1989).

Il s'accorde en revanche à diverses études des introductions d'oiseaux dans les îles Mascareignes (Simerloff, 1992 ; Moulton et al., 1996), qui montrent que la compétition semble moins s'exercer entre les espèces exotiques et les indigènes qu'au sein même des exotiques. Un relâchement des compétitions interspécifiques est d'ailleurs couramment observé dans les îles pauvres en espèces (Blondel *et al.*, 1988). Sur les 17 espèces d'oiseaux exotiques aujourd'hui naturalisées à La Réunion, aucune n'a été rencontrée dans les habitats strictement forestiers au cours des observations, conformément à la littérature (Loope et Mueller-Dombois, 1989 ; Simberloff, 1992). Une exception est toutefois relevée avec *Leiothrix lutea*, espèce forestière discrète récemment naturalisée à La Réunion (Le Corre, 2000 ; Tassin et Rivière, 2001), qui n'a pas été rencontrée sur le terrain.

3. RELATIONS ENTRE AVIFAUNE ET MILIEU AU NIVEAU DES PAYSAGES

3.1. Positionnement des espèces à la moyenne des variables de milieu

a. Justification préalable de l'expression des données en abondance ou en présence-absence

La méthode utilisée dite des Indices Ponctuels d'Abondance fournit des données exprimées en abondance, et donc particulièrement informatives. Mais l'observation de la variance (ou de l'écart-type) de l'abondance de chaque espèce au sein des relevés montre que les espèces se situent dans des gammes d'abondance très différentes les unes des autres, du fait du grégarisme ou, inversement, de la rareté de certaines d'entre elles (*Figure 3.6 a*). Ceci a des conséquences sur l'analyse statistique, face à un jeu de données pour lesquelles les espèces pèsent de manière très hétérogène dans la structure du tableau de relevés. D'un côté, il devient donc intéressant d'uniformiser les variances des espèces dans le tableau, en recourant d'abord à une notation en présence-absence (*Figure 3.6 b*). Cela est en effet préférable pour l'utilisation d'une AFC, que l'on privilégiera dans la mesure où elle fournit une ordination réciproque espèces-relevés optimale. Mais d'un autre côté, on perd l'information fournie par l'abondance : pour deux habitats pour lesquels une espèce est abondante dans un cas et rare dans l'autre, la notation en présence-absence ne permet plus de les hiérarchiser.

Nous avons donc opté :

- de conserver d'abord une notation en abondance pour positionner les espèces sur chaque variable de milieu, en valorisant ainsi l'ensemble de l'information présente dans les relevés d'avifaune ;
- de transformer ensuite cette notation en présence-absence dans les analyses multivariées, basées sur une AFC préalable (pour obtenir la meilleure ordination réciproque espèces-relevés), ce qui suppose alors d'uniformiser les variances.

Pour la partie de l'analyse considérant les espèces notées en présence-absence, une plus grande uniformisation des variances est assurée en ne prenant en compte que les espèces qui se situent dans une même gamme de variance, correspondant par exemple à un rapport de 1 à 5 (voir *Figure 3.6 b*). Cela revient à écarter les espèces les moins fréquentes (*Coturnix chinensis*, *Francolinus pondicerianus*, *Lonchura punctulata*, *Margaroperdrix madagascariensis* et *Phedina borbonica*). L'examen du tableau brut montre que ces espèces ne sont chacune présentes que dans moins de 10 relevés.

La valeur 0 peut s'interpréter de trois façons : (i) l'espèce est effectivement absente du milieu observé, (ii) l'espèce est présente mais n'a pas été détectée, (iii) l'espèce devrait être là, mais des raisons particulières font qu'elle n'y est pas. Cette remarque sera mobilisée plus loin dans la discussion des résultats.

Figure 3.6. Valeurs des écart-types des abondances (a) et des occurrences (b) de chaque espèce pour l'ensemble des relevés.

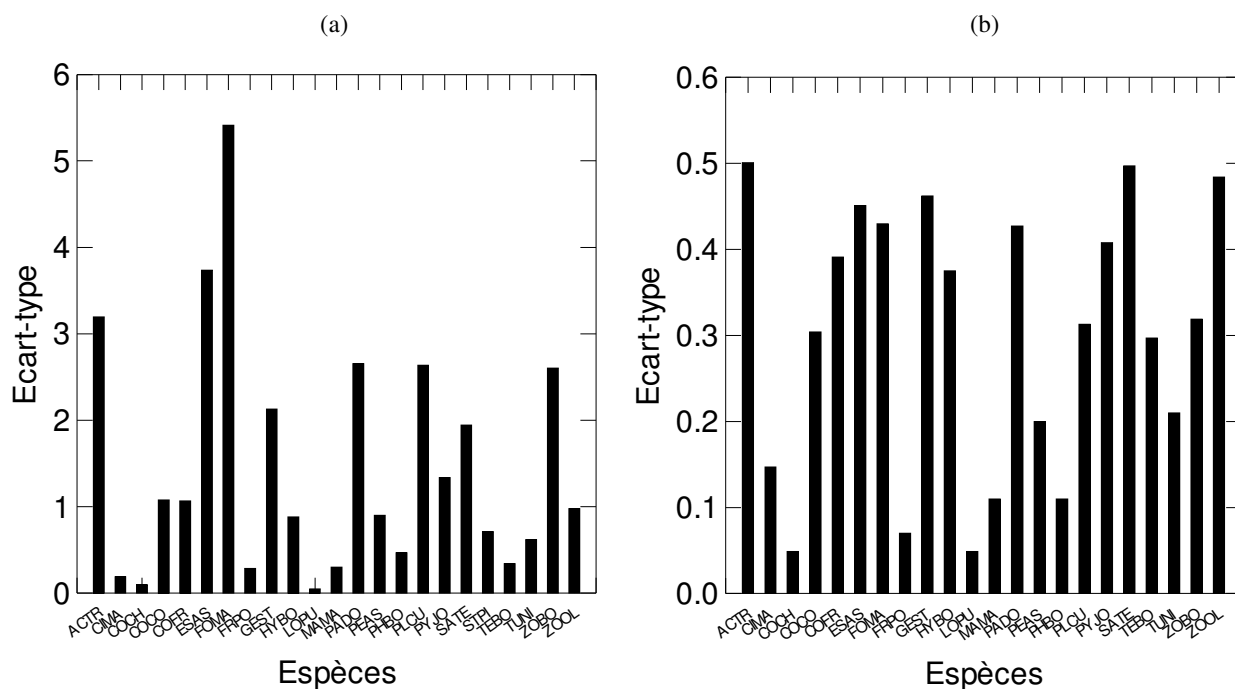
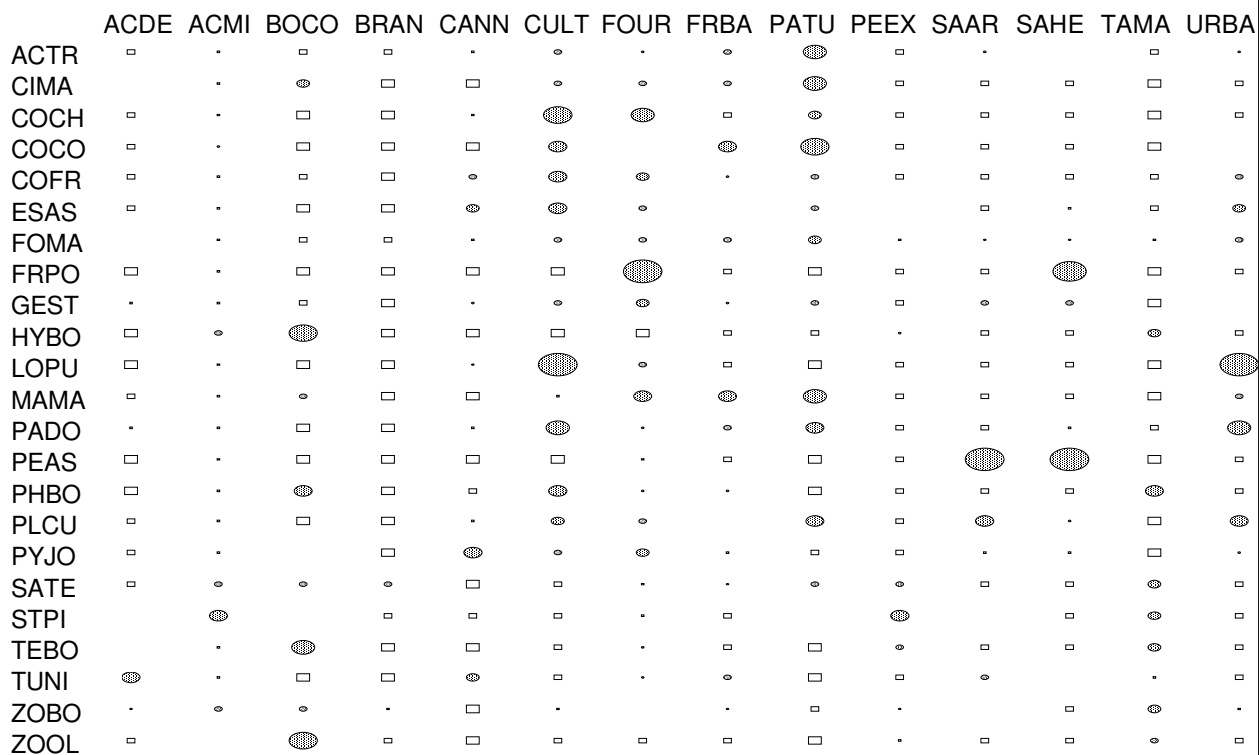


Figure 3.7. Représentation graphique du positionnement moyen des espèces d'oiseaux sur chaque variable de milieu normalisée. Les rectangles correspondent à des valeurs négatives, les ellipses à des valeurs positives. La taille de chaque symbole est proportionnelle à la valeur qu'il représente.



b. Position moyenne de chaque espèce

Une première démarche consiste à créer un tableau croisé qui exprime le positionnement moyen de chacune des 23 espèces rencontrées sur chacune des 11 variables de milieu normalisées (Figure 3.7). Les données exprimées en abondance rendent compte des préférences des espèces vis-à-vis des variables d'occupation du sol. On obtient une bonne représentation de l'habitat de chaque espèce, mais on ne peut ni situer les espèces les unes par rapport aux autres, ni évaluer le lien entre le tableau de relevés mésologiques et le tableau de relevés faunistiques. Cela justifie l'emploi de méthodes d'analyse multivariée, auxquelles on aura recours plus loin.

Seuls *Turnix nigricollis* et, dans une moins grande mesure, *Zosterops borbonicus*, se rencontrent dans les peuplements monospécifiques de *A. mearnsii*. Les éléments recueillis plus haut sur l'appétabilité des semences de *A. mearnsii* à l'égard de *Turnix nigricollis* laissent envisager que cet oiseau fréquente ce type de milieu car il y trouve une ressource alimentaire dont nous avons vu par l'analyse de la phénologie qu'elle est disponible sur une grande période de l'année. Les peuplements mixtes à *A. mearnsii* et bois de couleurs dégradés abritent des espèces indigènes telles que *Streptopelia picturata*, *Saxicola tectes* et *Hypsipetes borbonicus*. Les données confirment le caractère confiné aux formations forestières indigènes de *Hypsipetes borbonicus*, *Terpsiphone bourbonensis* et *Zosterops olivaceus*.

Une procédure de produit matriciel proposée par le logiciel ADE-4 d'obtenir la position moyenne de chaque espèce sur chaque variable de milieu normalisée³. Les plus tolérantes à la présence de boisements d'acacias monospécifiques sont *Turnix nigricollis* (24 % d'acacias en moyenne), *Streptopelia picturata* (16 %), *Foudia madagascariensis* (16 %), *Geopelia striata* (16 %) et *Zosterops borbonicus* (15 %). L'ensemble de ces éléments basés sur l'estimation d'un habitat moyen fictif n'a qu'une valeur indicative, mais nous verrons plus loin que l'analyse multivariée conforte ces résultats.

3.2. Lien entre avifaune et structure des paysages

a. L'influence des variables de milieu dans la composition de l'avifaune

L'AFCVI constitue une bonne méthode pour identifier le lien entre la variabilité de l'avifaune et celle des descripteurs. L'analyse montre que la variance de l'avifaune est expliquée à 30.6 % par la variance du milieu. Dans de telles conditions, le test de Monte-Carlo est très significatif ($p < 10^{-6}$).

Mais le lien espèce-milieu diffère d'une espèce à l'autre. La décomposition de l'inertie du tableau de relevés d'avifaune sur la base orthonormée constituée à partie des descripteurs du milieu (y compris l'altitude) montre que si certains oiseaux ont un lien très fort avec le milieu, comme *Saxicola tectes* (67.2 %), *Hypsipetes borbonicus* (59.8 %), *Perdica asiatica* (51.1 %) ou *Zosterops borbonicus* (43.5 %), d'autres apparaissent nettement plus ubiquistes ou mal marquées par leur milieu. Les valeurs les plus basses de la part expliquée de variance sont atteintes par *Circus maillardi* (6.2 %) et *Terpsiphone bourbonensis* (10.1 %). La confrontation de ces données avec l'amplitude altitudinale et l'amplitude d'habitat reportées sur le tableau 3.3 fait apparaître des incohérences. Par exemple *Saxicola tectes*, qui présente un lien élevé avec le milieu, a une assez forte amplitude d'habitat (tableau 3.3). Ceci est manifestement dû au rôle prédominant de la variable altitude (incluse dans le tableau de milieu) pour ces deux espèces situées en bout de gradient altitudinal.

Le tableau d'avifaune après projection par l'AFCVI est très structuré puisque les trois premiers axes expliquent à eux seuls 76.1 % de la variance totale, dont 64.5 % pour les deux premiers axes. Le rapport des inerties correspondant au tableau initial et au tableau projeté est de $0.807 / 2.636 = 30.6 \%$. Nous avons vu plus haut que cette valeur pouvait s'interpréter comme le carré d'une corrélation

³ Cette procédure est à la base des analyses de co-inertie (Chessel *et al.*, 1996).

multivariée représentant une mesure globale de l'influence de l'ensemble des variables de milieu sur le peuplement (Prodon et Lebreton, 1994).

De manière cohérente avec la forte corrélation multivariée observée, le premier facteur de l'AFCVI se révèle un bon prédicteur du premier facteur de l'AFC, avec un taux de corrélation de - 0.92 (*Figure 3.8*). Les corrélations des variables de milieu aux variables de synthèse de l'AFCVI montrent que l'altitude et la densité de bois de couleurs constituent les deux éléments les plus structurants au sein de la variance expliquée de l'avifaune (*Tableau 3.4*). L'altitude joue un rôle déterminant dans la constitution des assemblages d'avifaune, ainsi que le taux de forêt primaire qui apparaît comme le deuxième élément le plus structurant de l'avifaune à La Réunion. Le comportement des différentes variables de milieu le long du premier facteur de l'AFCVI montre que pour d'autres variables que l'altitude (ALTI) et les Bois de couleurs (BOCO), une corrélation significative peut se manifester pour une partie seulement du gradient écologique (*Figure 3.9*).

Tableau 3.4. Corrélations des variables de milieu aux variables de synthèse de l'AFCVI du tableau de relevés d'avifaune notés en présence-absence et restreint aux 18 espèces les plus fréquentes.

Variable de milieu	F₁	F₂	F₃
Altitude (ALTI)	0.69	-0.53	0.38
Bois de couleurs (BOCO)	0.66	0.14	-0.47
Formations éricoïdes (BRAN)	0.28	-0.10	0.48
Cultures de canne à sucre (CANN)	-0.41	-0.03	-0.48
Pâturages (PATU)	-0.12	-0.54	0.35
Savane arborée (SAAR)	-0.19	0.54	0.24
Savane herbeuse (SAHE)	-0.25	0.49	0.31

b. Typologie des assemblages d'espèces à partir de l'AFCVI

La typologie des 18 espèces d'oiseaux (CAH) obtenue à partir de l'AFCVI (*Figure 3.10*) permet de distinguer cinq groupes marqués par leur position selon les variables déterminantes que sont l'altitude et le taux de forêt primaire :

- G₁ : *Perdicula asiatica*, espèce typique de savane herbeuse ;
- G₂ : *Terpsiphone bourbonensis*, *Zosterops olivaceus* et *Hypsipetes borbonicus*, espèces indigènes inféodées aux habitats forestiers ;
- G₃ : *Zosterops borbonicus*, *Streptopelia picturata* et *Saxicola tectes*, espèces indigènes non exclusivement inféodées aux habitats forestiers ;
- G₄ : *Turnix nigricollis*, *Ploceus cucullatus*, *Pycnonotus jocosus*, *Geopelia striata* et *Foudia madagascariensis*, espèces plutôt présentes dans les zones anthropiques de basse altitude ;
- G₅ : *Coturnix coturnix*, *Passer domesticus*, *Estrilda astrild*, *Collocalia francica*, *Circus maillardi*, *Acridotheres tristis*, espèces plutôt rencontrées en zones anthropiques de haute altitude.

c. Analyse avec élimination de l'effet altitude

Il paraît souhaitable de s'affranchir de l'effet altitude, variable à laquelle le premier facteur est assez fortement corrélé, afin de mieux identifier l'effet intrinsèque de l'effet de la structure du milieu sur celle de l'avifaune. On recourt à une analyse inter-classes avec élimination d'effet sur un plan d'expérience à deux variables qualitatives : l'altitude et le type de paysage.

Figure 3.8. Relation entre les premiers facteurs de l'AFC et de l'AFCVI du tableau de relevés d'avifaune sur l'ensemble du gradient altitudinal.

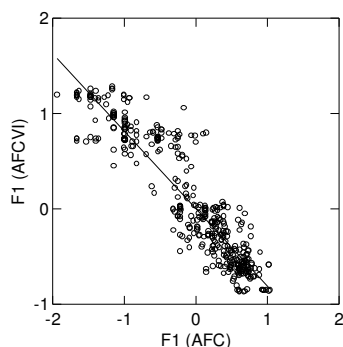


Figure 3.10. Projection des espèces d'oiseaux groupées en classes sur le plan 1-2 de l'AFCVI du tableau d'avifaune noté en présence-absence et restreint aux 18 espèces les plus fréquentes (voir tableau 3.3 pour le code des espèces).

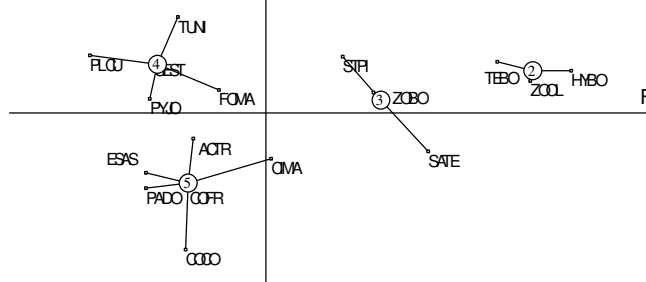
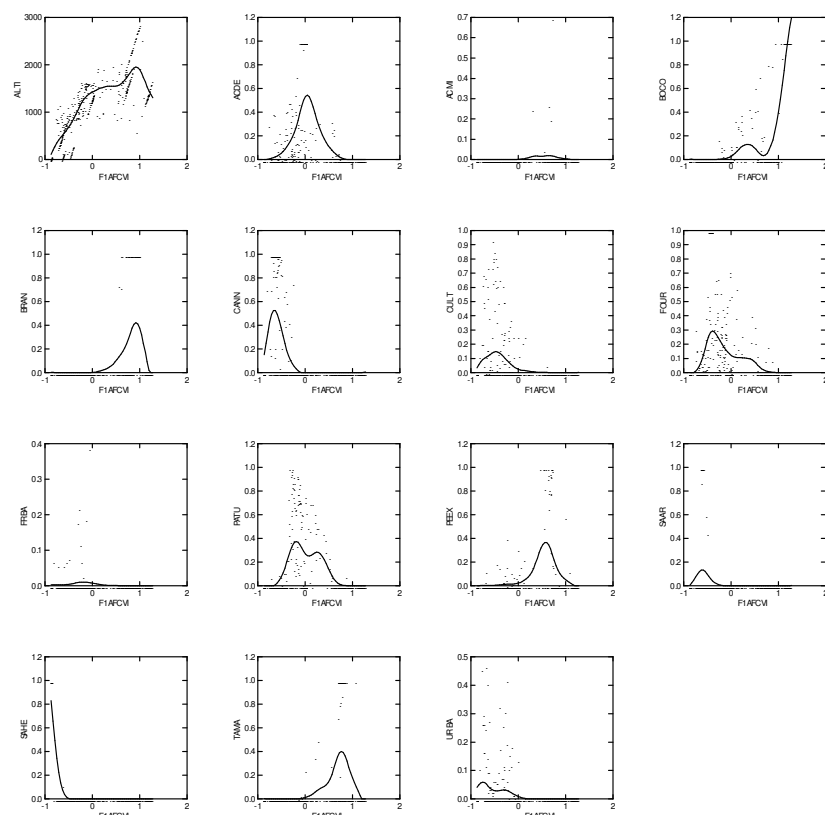


Figure 3.9. Variation des variables de milieu avec le premier facteur de l'AFCVI du tableau d'avifaune projeté sur le tableau de relevés de milieu (voir 1.3.d pour le code des variables). La corrélation élevée de l'altitude avec le premier facteur transparaît dans l'allure des graphes.



De gauche à droite et de haut en bas, sont représentées les variables suivantes :

- Altitude (ALT)
- Acacia dense (ACDE)
- Acacia mixte (ACMI)
- Bois de couleurs (BOCO)
- Branles (BRAN)
- Canne (CANN)
- Cultures (CULT)
- Friches arbustives (FOUR)
- Friches basses (FRBA)
- Pâturages (PATU)
- Savane arborée (SAAR)
- Savane herbeuse (SAHE)
- Tamarinaie (TAMA)
- Zones d'habitat (URBA)

Les types de paysages sont obtenus à partir d'une CAH sur le tableau transformé par une ACP. Les données mésologiques après ACP sont assez bien structurées par les cinq premiers axes qui représentent 45.1 % de l'inertie totale. La CAH permet de regrouper les unités de milieux décrites en cinq types distincts dont, à titre d'indication, la valeur moyenne de chaque variable de milieu est fournie dans le tableau 3.5.

Tableau 3.5. Typologie des milieux étudiés à partir de descripteurs d'occupation des sols

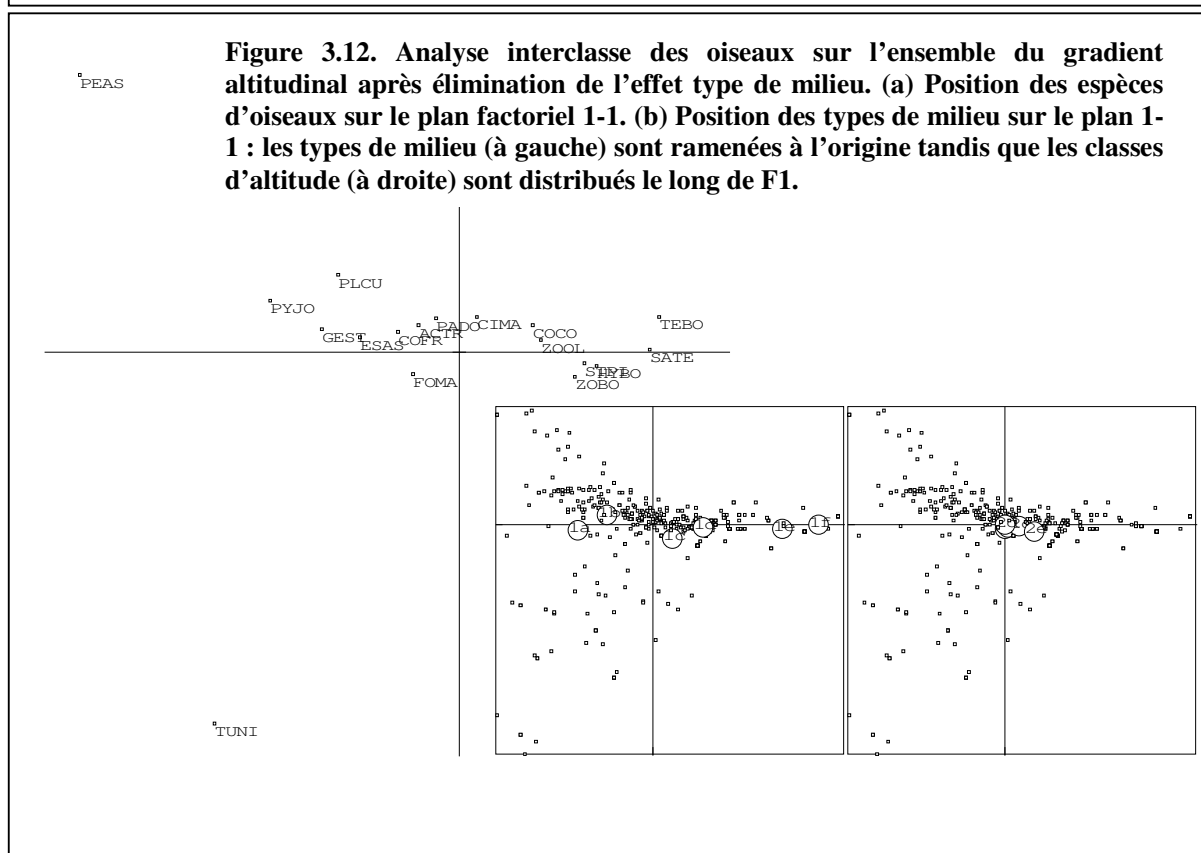
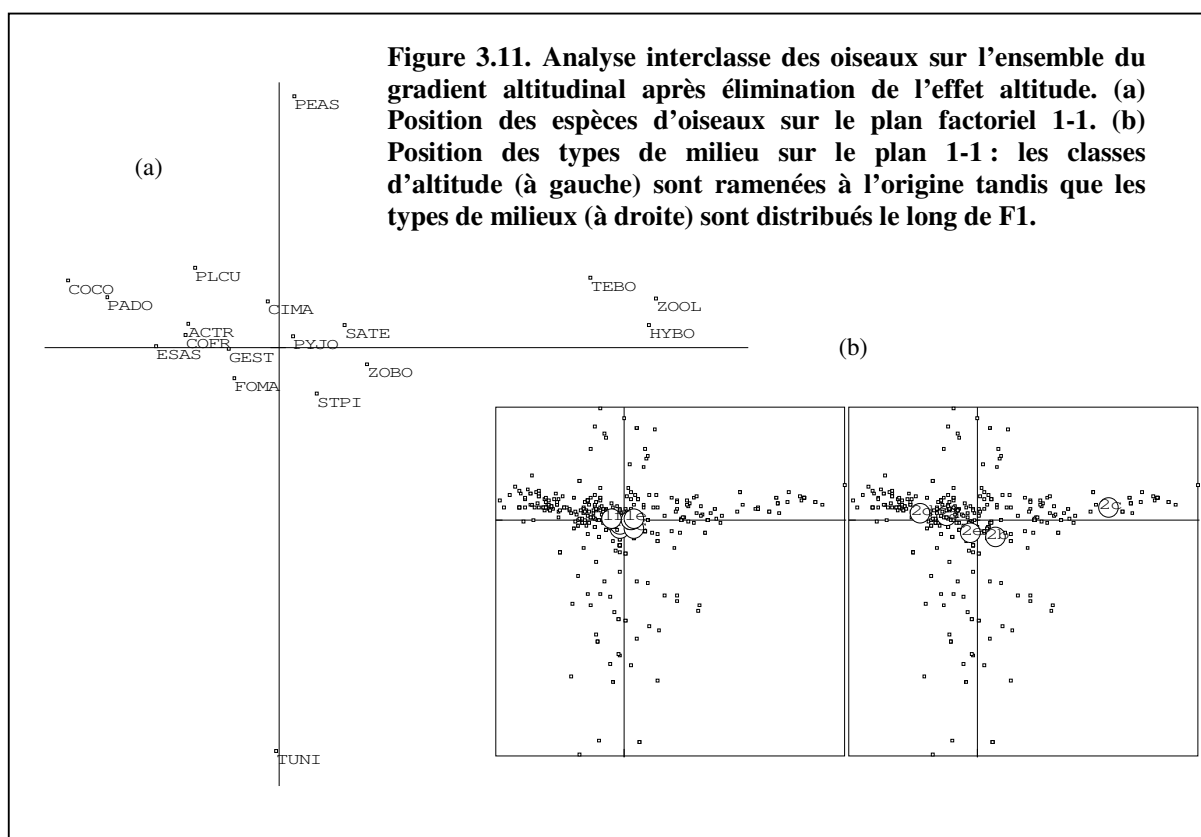
TYP E	%	ACDE I	ACM O	BOC O	BRAN	CANN	CULT	FOUR	FRB A	PATU	PEE X	SAA R	SAH E	TAMA	URB A
A	23.4	0.04	0.00	0.04	0.00	0.02	0.03	0.36	0.01	0.47	0.01	0.01	0.00	0.01	0.06
B	28.8	0.01	0.01	0.01	0.00	0.47	0.01	0.01	0.00	0.00	0.18	0.00	0.00	0.29	0.00
C	10.7	0.01	0.00	0.96	0.00	0.00	0.00	0.01	0.00	0.01	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00
D	12.7	0.18	0.00	0.01	0.00	0.05	0.39	0.14	0.01	0.06	0.03	0.00	0.00	0.00	0.02
E	24.4	0.35	0.00	0.00	0.36	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.13	0.14	0.00	0.00

Les classes d'altitude ont été obtenues par regroupement tous les 500 m de dénivelés, en cohérence avec le découpage altitudinal adopté lors de la stratification du milieu, en gardant à l'esprit pour l'interprétation des résultats qu'au-delà de 2000 m, la pression d'échantillonnage est moins forte qu'aux altitudes plus basses.

Après l'élimination de l'effet altitude, la structuration des données mise en évidence par l'analyse inter-classes reste forte (les deux premiers axes représentent 25.9 % de l'inertie totale). La variabilité du tableau constitué s'explique à 87.0 % par les classes de milieu une fois l'effet de l'altitude éliminé. La figure 3.11 montre le nouveau positionnement des types de paysages orthogonalement à l'altitude. Les centres de gravité des nuages par classe d'altitude ont été ramenés à l'origine, laissant apparaître la structure inter-types de milieu par élimination de cet effet altitude. Les types de milieux s'ordonnent le long de F1, montrant le caractère particulier du type C qui correspond au milieu forestier primaire. Ce type de milieu très lié à l'altitude, représente un élément très structurant de la distribution des oiseaux le long du versant sous le vent de la Réunion même une fois l'effet de l'altitude éliminé.

La nouvelle ordination des espèces après suppression de l'effet altitude (Figure 3.11) fait ressortir les trois espèces strictement forestières que sont *Terpsiphone bourbonnensis*, *Zosterops olivaceus* et *Hypsipetes borbonicus*, mais également *Perdica asiatica* et *Turnix nigricollis*, ces deux dernières espèces étant respectivement inféodées à la savane herbeuse et aux bois d'acacias. Ceci est cohérent avec notre première analyse consistant, à partir du tableau d'avifaune exprimé en abondance, à représenter la position moyenne de chaque espèce sur chaque variable de milieu normalisée (Figure 3.7).

Inversement, on peut réaliser la même opération en éliminant cette fois l'effet du type de milieu pour ne conserver que celui de l'altitude (Figure 3.12). Les deux premiers axes fournis par l'analyse inter-classes sont également fortement structurants, représentant 24.3 % de l'inertie totale. La variabilité du tableau d'avifaune est expliquée pour 86.8 % par l'effet de l'altitude une fois éliminé l'effet du type de milieu. Ces valeurs sont très proches (très légèrement inférieures) des valeurs obtenues en éliminant l'effet de l'altitude. Ceci montre que l'effet de l'altitude et celui des paysages sont du même ordre, ce qui est cohérent puisque les paysages sont eux-mêmes marqués par l'altitude. Cela est également cohérent avec la position singulière du paysage de type C (96 % de bois de couleurs) sur le premier facteur de l'analyse inter-classes après élimination de l'effet altitude, et la forte corrélation de la variable Bois de couleurs avec le premier facteur de l'AFCVI. Pour résumer cela, on pourrait dire que l'altitude, qui rejaille dans la structure des paysages, et tout particulièrement dans la présence ou non de bois de couleurs, constitue un facteur majeur de structuration de l'avifaune à l'échelle de l'ensemble du versant sous le vent.



d. Conclusion sur l'effet de l'invasion de A. mearnsii sur l'avifaune terrestre à l'échelle du versant sous le vent

L'analyse conduite au niveau d'organisation de la façade sous le vent montre que la densité d'*A. mearnsii* intervient moins dans la distribution de l'avifaune que l'altitude ou la présence de la forêt primaire. Cet effet binaire de la forêt est d'autant plus marqué que l'analyse inter-classes montre que cet effet de la forêt primaire se situe au-delà du fait qu'elle est marquée par l'altitude. Cet effet reste si élevé qu'à ce niveau d'organisation, l'impact de l'acacia sur la distribution de l'avifaune le long du gradient altitudinal n'apparaît lui-même que très peu.

En revanche, la première approche consistant à établir un tableau croisé entre l'avifaune et le milieu montrait que les paysages à acacias ne sont pas vides d'oiseaux. Il importe donc maintenant, au niveau inférieur représenté par les zones à acacias, de mieux cerner l'impact de l'invasion de cette espèce sur la diversité d'avifaune.

4. ANALYSE DE LA DISTRIBUTION DE L'AVIFAUNE DANS LES ZONES ENVAHIES D'ACACIAS

Nous passons maintenant à un niveau d'organisation inférieur en restreignant l'analyse aux relevés situés dans la frange altitudinale comprise entre 850 et 1600 m, qui correspond au maximum de densité de l'acacia (*Figure 3.13*).

4.1. Richesse spécifique des peuplements de *A. mearnsii*

a. Analyse inter-classes du tableau de relevés d'avifaune

En reprenant le même type d'analyse que précédemment mais en se basant cette fois sur un plan d'expérience défini par des classes d'altitude et des classes de densité d'acacias, on peut éliminer l'effet de l'altitude pour mieux faire apparaître celui de la densité d'acacia. Cinq classes de densité sont distinguées : 1 (absence), 2 (moins de 25 % de la surface occupée par l'acacia), 3 (25-50 %), 4 (50-75 %) et 5 (75-100 %).

L'analyse inter-classes après AFC et après élimination de l'effet de l'altitude sur le plan d'expérience défini par les deux variables altitude et densité d'acacia montre que cette dernière variable entre pour 12.9 % seulement dans la variance totale des relevés d'avifaune sur l'ensemble du gradient. Le test de Monte-Carlo montre néanmoins que cette part est hautement significative ($p < 10^{-6}$). Les barycentres des classes de densité restent proches de l'origine car, après élimination de l'effet altitude, la variance inter-classe est relativement faible. Les deux premiers axes de l'analyse représentent 25.9 % de la variance totale du tableau d'avifaune extraite par l'AFC. La figure 3.14 montre comment se répartissent les relevés d'avifaune quand on ne conserve que l'effet acacia. On remarque le poids important de la classe de densité 5, dont le barycentre est représenté par le symbole 2e sur la figure 3.14 : les sites envahis à plus de 75 % se différencient donc nettement des autres du point de vue de l'avifaune qu'ils abritent. On ne rencontre que neuf espèces, très peu abondantes puis que les densités moyennes d'individus par hectare s'élèvent à 0.40 pour *Zosterops borbonicus*, 0.38 pour *Foudia madagascariensis*, 0.09 pour *Turnix nigricollis*, 0.07 pour *Geopelia striata*, et des valeurs inférieures à 0.03 pour *Streptopelia picturata*, *Saxicola tectes*, *Acridotheres tristis*, *Coturnis coturnis* et *Terpsiphone bourbonensis*.

b. Richesse spécifique des boisements d'acacias, en référence aux autres milieux forestiers

Les comparaisons de la richesse en espèces d'oiseaux entre les différents peuplements forestiers ont été établies à partir de tests non paramétriques sur les relevés réalisés dans des milieux parfaitement homogènes : boisements d'acacias (38 relevés), bois de couleurs (33 relevés), tamarins (30 relevés) et peuplements de cryptomérias (9 relevés seulement).

Il existe une différence significative (test de Wilcoxon $p < 0.0005$) entre la richesse de l'avifaune dans les peuplements d'acacias comparée à celle des bois de couleurs ($Z = 4.325$, $p < 0.0005$) ou des tamarins ($Z = 3.798$, $p < 0.0005$). Les boisements d'acacias apparaissent plus pauvres en oiseaux que les formations forestières naturelles. Par contre, ils ne présentent aucune différence significative avec les plantations de cryptomérias ($Z = 1.715$, $p = 0.086$) dont l'échantillon reste néanmoins de taille trop modeste pour établir des conclusions définitives sur ce point. De même, la différence de richesse observée entre l'avifaune des peuplements d'acacias et celle des formations éricoïdes d'altitude est peu significative ($Z = 1.954$, $p = 0.051$). On observe une différence significative pour la richesse en espèces indigènes entre les boisements d'acacias et les bois de couleurs ($Z = 4.759$, $p < 0.0005$) ou les tamarins ($Z = 4.444$, $p < 0.0005$). Elle est également peu significative avec les cryptomérias ($Z = 1.897$, $p = 0.058$), et les branles ($Z = 1.937$, $p = 0.053$).

Figure 3.13. Variation de la densité d'acacia avec l'altitude. Les traits en pointillés délimitent la zone choisie pour l'étude, comprise entre 850 et 1600 m d'altitude, pour laquelle la courbe DWLS (tension = 0.5) lissant la densité en acacia prend une valeur d'au moins 0.1.

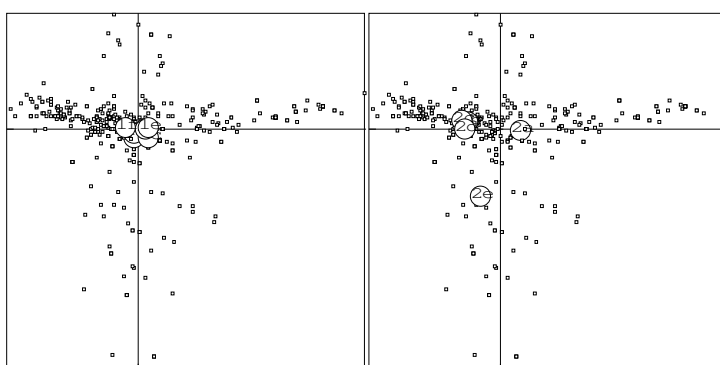
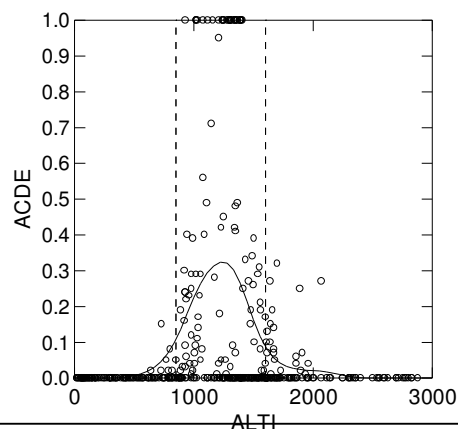


Figure 3.14. Analyse interclasse des relevés d'avifaune selon la densité d'acacia après élimination de l'effet altitude. Les classes d'altitude (à gauche) sont ramenées à l'origine. La classe 2e (Acacia > 75 %) se différencie nettement des autres classes.

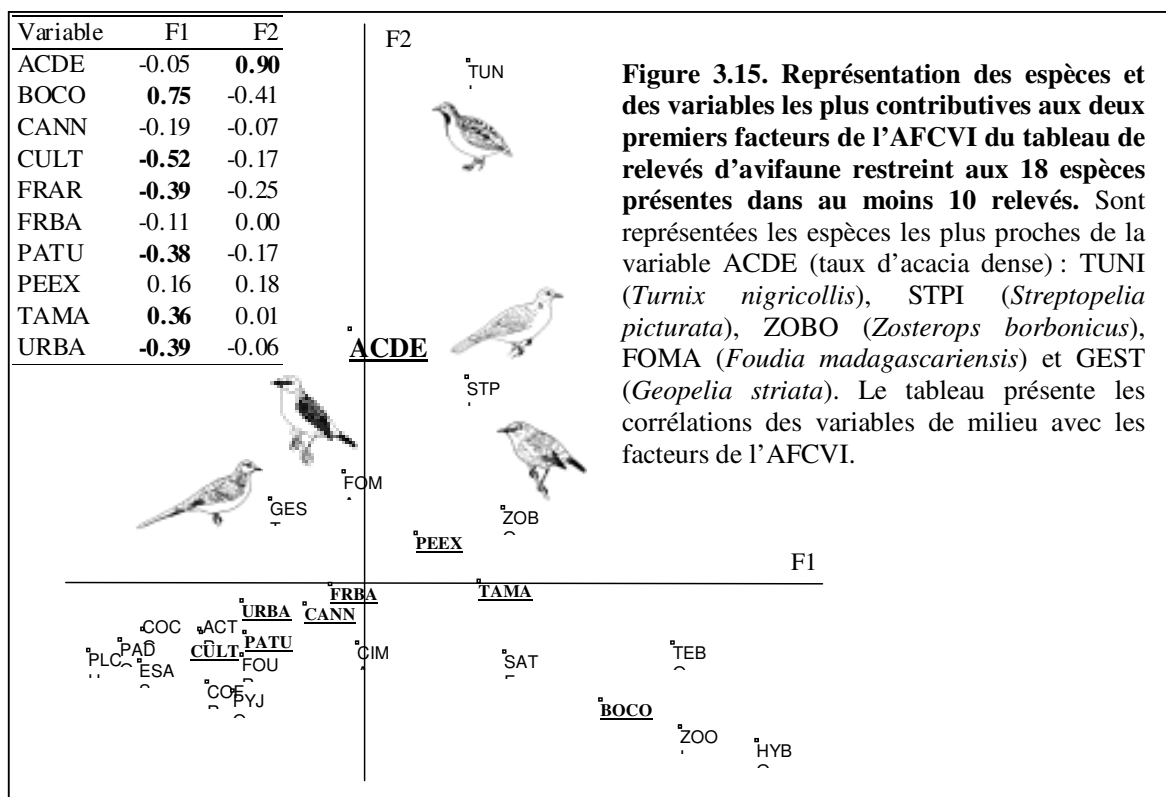


Tableau 3.6. Comparaison de la richesse avifaunistique moyenne au sein de différentes formations forestières. La probabilité du test de Wilcoxon comparant la valeur moyenne de la variable considérée à celle obtenue sous peuplement d'acacia est notée *** pour $p < 0.0005$.

Espèces	Statistiques	Acacia	Branles	Bois de couleurs	Tamarins	Cryptomérias
Points d'écoute	N	33	35	38	30	9
Exotiques et indigènes	Moyenne	2.55	1.91	4.29***	4.07***	3.11
	Ecart type	0.91	1.10	1.41	1.23	0.93
Indigènes	Moyenne	2.21	1.71	4.05***	3.83***	2.78
	Ecart type	0.74	0.83	1.01	1.15	0.67

4.2. Lien entre l'occupation des sols et l'avifaune dans les zones envahies

a. Structure des relevés d'avifaune correspondants

Le tableau de relevés d'avifaune est ici restreint aux 203 relevés présents entre 850 et 1600 m d'altitude, ce qui représente la partie la plus envahie par l'acacia (Figure 3.13). Ont été éliminées les données relatives à *Coturnix chinensis*, *Margaroperdrix madagascariensis*, *Phedina borbonica* et *Lonchura punctulata*, qui n'apparaissent que sur 1 ou 2 relevés seulement à l'intérieur de cette zone et se situent donc dans une gamme de variance très différente de celle des autres oiseaux. *Circus maillardi* a été également enlevé car il est trop mobile pour être utilisé à cette échelle d'approche et n'est présent que sur 8 relevés. *Collocalia francica* a par contre été conservée car bien qu'également mobile, elle est présente sur 24.6 % des relevés. Les données sont exprimées en présence-absence pour les mêmes raisons qui ont été précisées lors de l'analyse des relations avifaune-milieu au niveau de l'ensemble des paysages. L'AFC fournit un jeu de données très structuré par les quatre premiers axes qui représentent 52.9 % de l'inertie. Les deux premiers facteurs sont particulièrement structurants puisqu'ils représentent à eux seuls 34.6 % de l'inertie totale (respectivement 19.7 % et 14.9 %).

b. Structure des relevés de milieu correspondants

Les variables de milieu qui n'ont de valeurs non nulles qu'aux d'altitudes extrêmes (savane arborée, savane herbeuse et branles) disparaissent des données. De même, le seul point présentant une valeur non nulle pour les peuplements d'acacias mélangés aux bois de couleurs a été retiré de l'analyse.

Les trois premiers facteurs de l'ACP du tableau de relevés de milieu (altitude non comprise) recouvrent 43.9 % de l'inertie. L'examen de la matrice des corrélations entre variables permet de vérifier qu'il n'y a pas covariation significative d'un quelconque couple de variables de milieu au sein de ces données d'occupation des sols. Les jeux de données restreints à la zone d'invasion de *A. mearnsii* et aux espèces d'oiseaux communes apparaissent donc tous deux particulièrement bien structurés.

c. Lien entre l'avifaune et le milieu

L'AFCVI montre que la variabilité du tableau d'avifaune noté en présence-absence après AFC est expliquée à 30.1 % par le milieu, ce qui demeure assez semblable à ce qui a été observé pour l'ensemble du gradient où cette valeur s'élevait à 30.6 %. De manière non surprenante, le test de permutation est également très significatif ($p < 10^{-6}$). Dans la zone envahie, davantage d'espèces

voient leur variabilité « expliquée » par le milieu que sur l'ensemble du gradient. Ainsi en est-il en particulier de *Hypsipetes borbonicus* (60.3 %), *Saxicola tectes* (59.2 %), *Acridotheres tristis* (50.9 %), *Zosterops borbonicus* (44.4 %), *Coturnix coturnix* (44.2 %), *Passer domesticus* (44.0 %), *Estrilda astrild* (40.1 %) et *Foudia madagascariensis* (37.1 %).

Le lien entre espèces et milieu apparaît donc plus fort au niveau des zones envahies qu'à celui de l'ensemble du versant pour des espèces particulières, mais pas pour l'ensemble des espèces. Cela traduit que l'invasion de l'acacia marque le paysage du point de vue de l'avifaune en repoussant ou au contraire en maintenant certaines espèces. L'effet de l'invasion apparaît de manière lisible sur la figure 3.15 par le positionnement relatif des espèces par rapport au deuxième facteur dont la corrélation avec la densité d'acacia est très élevée ($r = 0.90$).

L'AFCVI fournit un jeu de données projetées fortement structuré puisque les deux seuls premiers axes expriment 78.0 % de la variance totale (respectivement 52.6 et 25.3 %). Le premier axe oppose les cultures, les pâtures et les espaces construits aux formations forestières primaires (Bois de couleurs et Tamarins) tandis que le second axe est très fortement corrélé à la densité de l'acacia (Figure 3.15). La projection du tableau de données faunistiques sur le tableau de données mésologiques rapproche *Turnix nigricollis* de la densité d'acacia. Le taux de corrélation entre ces deux éléments est de 0.403 ($p < 0.0005$).

En conclusion, on observe que si l'effet de l'invasion de *A. mearnsii* sur la biodiversité des paysages n'apparaît pas au niveau des paysages, niveau pour lequel l'effet de l'altitude et, corrélativement, la dualité espaces forestiers primaires / espaces anthropiques prédominent, cela n'est plus vrai si l'on se situe dans la gamme altitudinale d'invasion. A ce second niveau, des effets sur la présence ou l'absence de certaines espèces se font nettement sentir. Il est intéressant d'examiner maintenant ce qui se passe à un niveau d'organisation inférieur : les faciès d'invasion.

4.3. Mise en évidence d'effets d'échelle au niveau de zones de 2 km x 2 km

a. Présentation des quatre zones d'études

L'analyse des faciès d'invasion des paysages agricoles par *A. mearnsii* porte sur quatre zones de moyenne altitude d'aspects différents par leur composition (Figure 3.16).

- La zone de **Bois Court** est dominée par les peuplements d'acacias (43 %) et les pâtures (31 %), avec des taches de cultures (11 %) associées à un habitat relativement dense (9 %) par rapport aux autres zones.
- Celle d'**Equerre** est marquée par la prédominance des friches arbustives (30 %), la présence de la canne (15 %) dans la partie inférieure et de pâtures (20 %) dans la partie supérieure, mais aussi par d'importantes reliques forestières (12 %). L'acacia, sous forme diffuse, n'y représente que 11 % de la surface.
- La zone de **la Chaloupe** est caractérisée par une prédominance de l'acacia (37 %), des friches arbustives (28 %) et des pâtures (23 %). C'est une zone de déprise agricole en cours de conversion à l'élevage.
- Enfin, la zone de **Palmistes** est dominée par des pâtures (42 %) récupérées sur l'acacia (28 %) et les friches arbustives (16 %).

La distribution des densités d'acacia pour chacun des quatre sites (Figure 3.17) montre que Bois Court et La Chaloupe présentent les plus grandes taches d'acacia. Sur ces deux sites, l'invasion apparaît massive sur les photographies aériennes. Une différence apparaît néanmoins dans l'aspect des taches, plus compactes à Bois Court et davantage en lanières à La Chaloupe. Ces deux sites présentent l'écart-type le plus élevé dans la densité d'acacia, ce qui correspond à un faciès d'invasion assez hétérogène bien que dominé par de grandes taches d'acacia. A Equerre, les taches d'acacia restent pour la plupart de faible densité, donnant l'impression d'une invasion morcelée. L'écart-type des densités d'acacia y

est le plus faible, ce qui traduit une relative homogénéité de la taille des taches d'acacia au sein des différentes mailles envahies.

Concernant l'avifaune (*Figure 3.18*), la zone d'Equerre, la plus riche en bois de couleurs et présentant une grande hétérogénéité de milieu, est celle où les oiseaux sont les plus abondants (2503 individus), pour une richesse spécifique de 17 espèces. La zone des Palmistes, milieu diversifié et sans canne, abrite également de nombreux oiseaux (1529), avec 20 espèces. La zone de la Grande Chaloupe présente des effectifs plus faibles (1369 individus) mais reste très riche (19 espèces). Enfin, le site de Bois court est le moins riche (15 espèces), avec une abondance de 1478 individus.

Les courbes de richesse cumulée (*Figure 3.19*) rendent bien compte de l'hétérogénéité des milieux, au-delà de ce que nous avons présenté plus haut en ne considérant que les taches d'invasion. Au grain d'analyse considéré (250 m x 250 m), les courbes expriment une hétérogénéité plus forte à La Chaloupe et à Palmistes qu'à Bois Court et Equerre. En effet, la richesse spécifique est moins rapidement interceptée en augmentant la taille de l'échantillon sur les deux premiers sites que sur les deux seconds.

L'ACP des ensembles de données obtenues par description des milieux successivement envisagés selon un grain de plus en plus grossier (256 mailles de 250 m x 250 m, puis 64 mailles de 500 m x 500 m, puis 4 mailles de 1000 m x 1000 m, puis 1 maille fictive de 2000 m x 2000 m) montre qu'à quelque échelle que ce soit, certains caractères dominants se maintiennent : on conserve par exemple une proximité des cultures et des habitations, ainsi qu'une opposition nette de l'acacia avec les bois de couleurs d'une part, et avec la canne d'autre part (*Figure 3.21*). Par contre, l'élargissement du grain modifie également les rapports entre certaines variables du milieu. Par exemple les zones de cultures et les friches (herbeuses et arbustives) s'opposent de plus en plus franchement avec l'élargissement du grain. De même, les surfaces en pâtures ne deviennent indépendantes de celles en acacia que pour le grain le plus élevé.

On peut dès lors s'attendre à ce que cet effet du changement d'échelle dans l'agencement des couvertures de sols se traduise également par des modifications dans la distribution des oiseaux par rapport à ces différentes couvertures du sol.

b. Indices de diversité et taille du grain

L'effet d'échelle se ressent fortement pour les différents indices de diversité retenus (*Figure 3.22*). La richesse moyenne est de 6.8 ± 2.0 espèces pour des mailles de 6.25 ha, s'élève à 11.4 ± 2.1 pour des mailles de 25 ha, 16.1 ± 2.0 pour des mailles de 100 ha, puis 19.5 ± 3.0 pour des mailles de 400 ha. Cela confirme que le choix d'un rayon d'observation fixe dans la conduite de relevés au sein d'un point d'écoute est un élément non neutre pour l'évaluation de la richesse spécifique d'un taxon.

L'évolution de la richesse en fonction de l'échelle adoptée pour chaque zone laisse apparaître deux tendances (*Figure 3.23*). Ainsi, les sites de Bois Court et d'Equerre donnent lieu à un accroissement de richesse avec l'échelle moins élevé que pour les deux autres sites des Palmistes et de la Chaloupe lorsque le grain augmente. Sans doute est-ce lié au fait que, pour les deux premiers sites, le grain est moins fragmenté que sur les deux derniers. L'élargissement d'échelle amène ainsi à capter davantage d'hétérogénéité spatiale, et donc une plus grande richesse d'habitat et donc de richesse spécifique sur les sites fragmentés (Palmistes, Chaloupe) que sur les sites moins fragmentés (Bois court, Equerre). Ces conclusions sont conformes à celles tirées plus haut de l'examen des courbes de richesse cumulée.

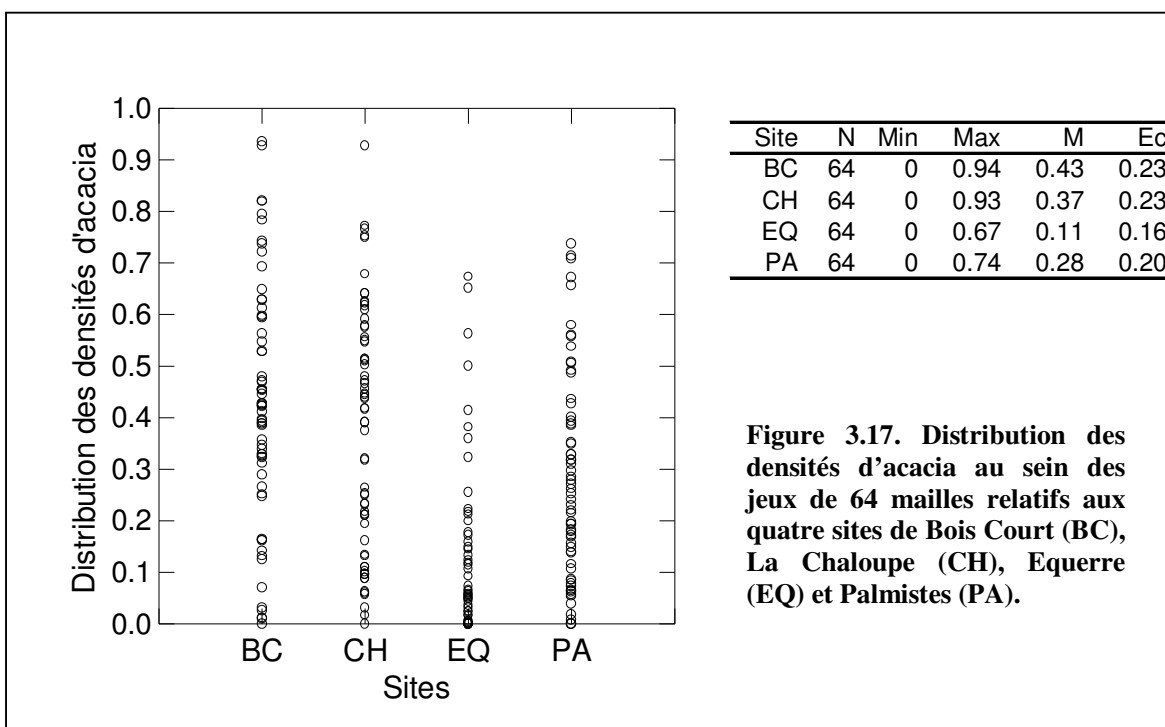
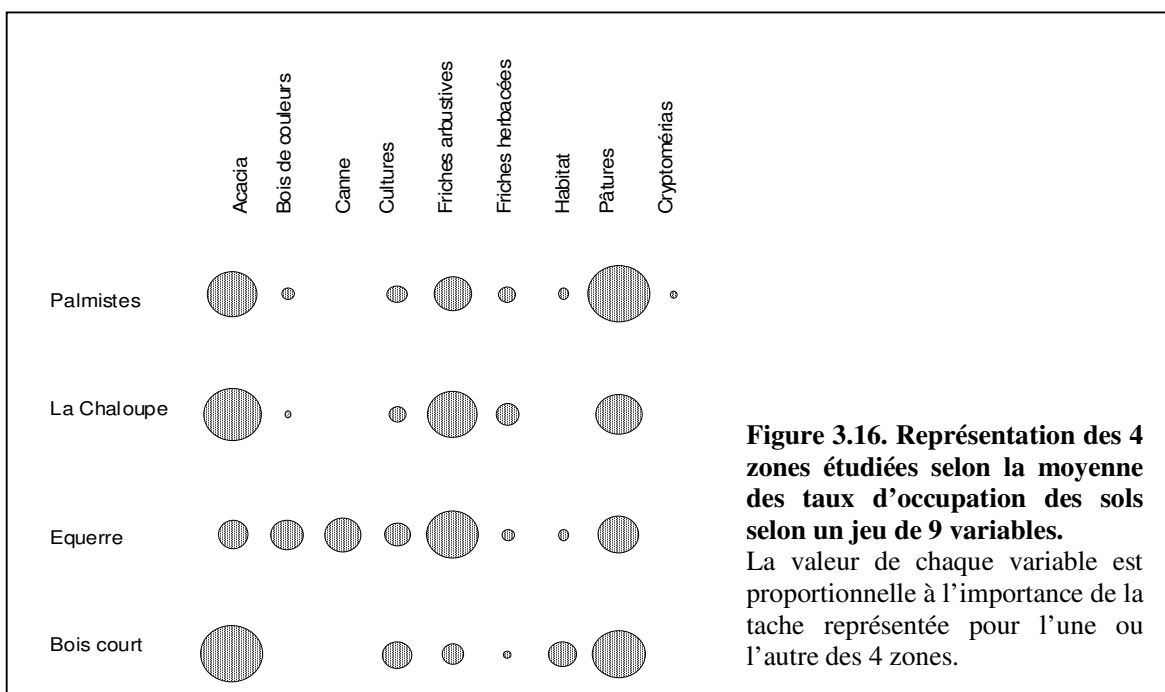


Figure 3.18. Représentation des effectifs d'oiseaux présentés espèce par espèce pour les 4 zones étudiées. Pour chaque espèce d'oiseau, la valeur de l'effectif est proportionnelle à l'importance de la tache représentée pour l'une ou l'autre des 4 zones.

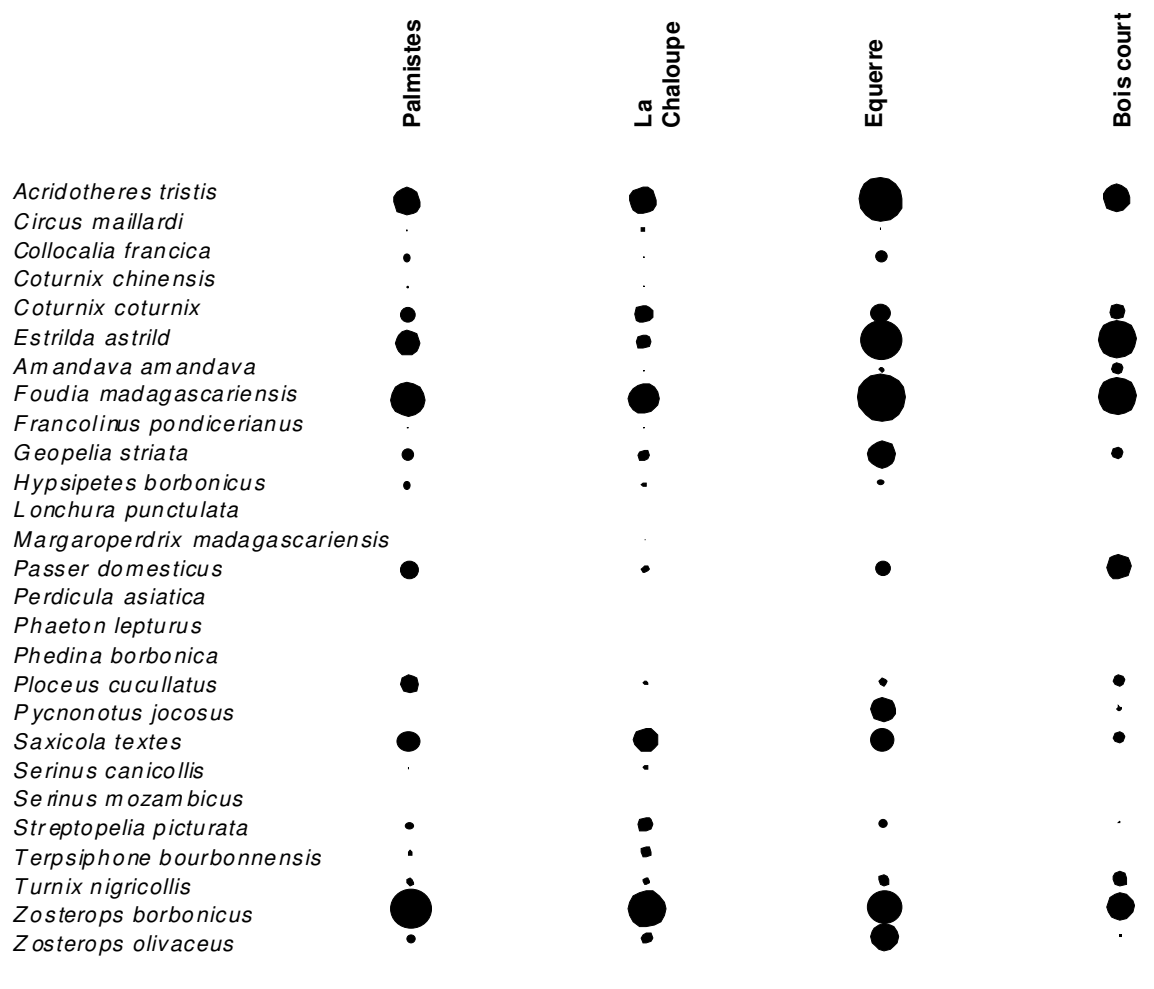
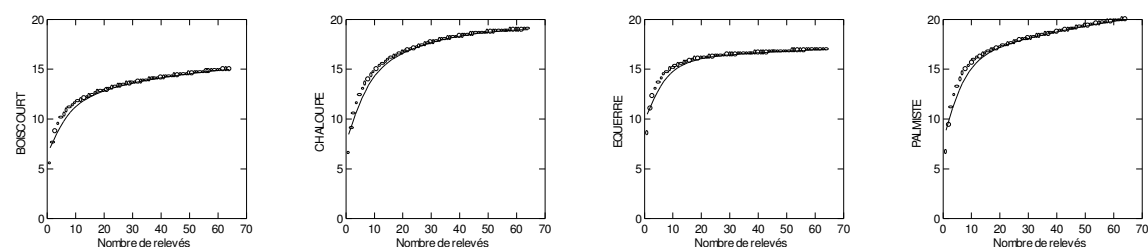


Figure 3.19. Courbes de richesse cumulée en oiseaux en fonction de la taille de l'échantillon pour chacun des sites (N permutations = 1000).



c. Comportement d'espèces particulières

Si l'on s'intéresse à l'habitat moyen de chaque espèce, on s'aperçoit que les espèces d'oiseaux présentent des gammes de réponse différentes à la présence de *A. mearnsii* en fonction de l'échelle d'observation (Figure 3.24). Les frontières entre les groupes sont arbitraires mais on peut distinguer quatre groupes différents au sein de l'avifaune observée dans au moins 10 relevés. Un premier groupe est constitué d'espèces indifférentes, évoluant dans des habitats fortement anthropiques, relativement grégaires, et donc semble-t-il peu sensibles à la qualité des paysages. L'habitat moyen de ces espèces s'éloigne très peu de l'habitat moyen présent sur la zone, à quelque échelle que ce soit. On trouve dans ce groupe *Coturnix coturnix*, *Estrilda astrild*, *Foudia madagascariensis*, *Passer domesticus*, *Ploceus cucullatus*, *Saxicola tectes*, *Turnix nigricollis* et *Zosterops borbonicus*. Pour le deuxième groupe, l'élargissement de l'échelle amène le milieu moyen de chaque espèce d'oiseau à se rapprocher du milieu moyen du site. On relève trois espèces dans ce groupe : *Circus maillardi*, *Streptopelia picturata* et *Terpsiphone bourbonensis*. Ce sont *a priori* des espèces mobiles, ayant un territoire étendu. A l'inverse, pour d'autres oiseaux, l'élargissement d'échelle éloigne le milieu moyen de l'oiseau au milieu moyen de la zone. C'est le cas de *Geopelia striata* qui, à large échelle, s'éloigne des régions envahies d'*A. mearnsii*, et il en est de même pour *Hypsipetes borbonicus*, *Pycnonotus jocosus* et *Zosterops olivaceus*.

Ces derniers éléments sont cohérents avec le fait que si l'on se positionne à l'échelle des agrégations de 64 mailles, le site d'Equerre, le plus pauvre en *A. mearnsii*, est aussi le plus riche en *Hypsipetes borbonicus* (31 présences) et en *Zosterops olivaceus* (168 présences, contre 38 à la Chaloupe, 23 à Plalmistes et 4 à Bois court). Il faut bien entendu tenir également compte du fait qu'au sein de l'échantillon de quatre sites, les zones les plus denses en acacia sont également les plus pauvres en forêt primaire.

Figure 3.20. Variation de la taille du grain d'étude des relations avifaune/milieu au sein de quatre blocs spatiaux de 2 km x 2 km correspondant à des situations d'invasion différentes de *A. mearnsii*.

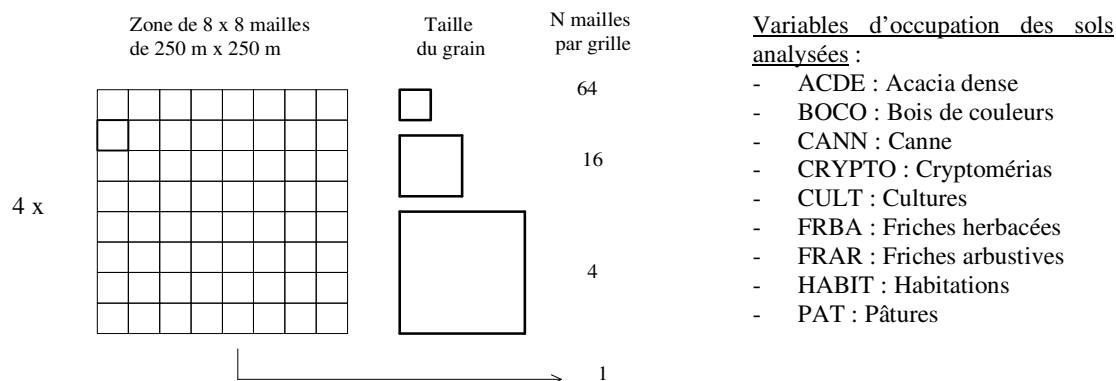


Figure 3.21. Plan factoriel principal de l'ACP du milieu pour quatre grains d'analyse différents : 6.25 ha (a), 25 ha (b), 100 ha (c) et 400 ha (d).

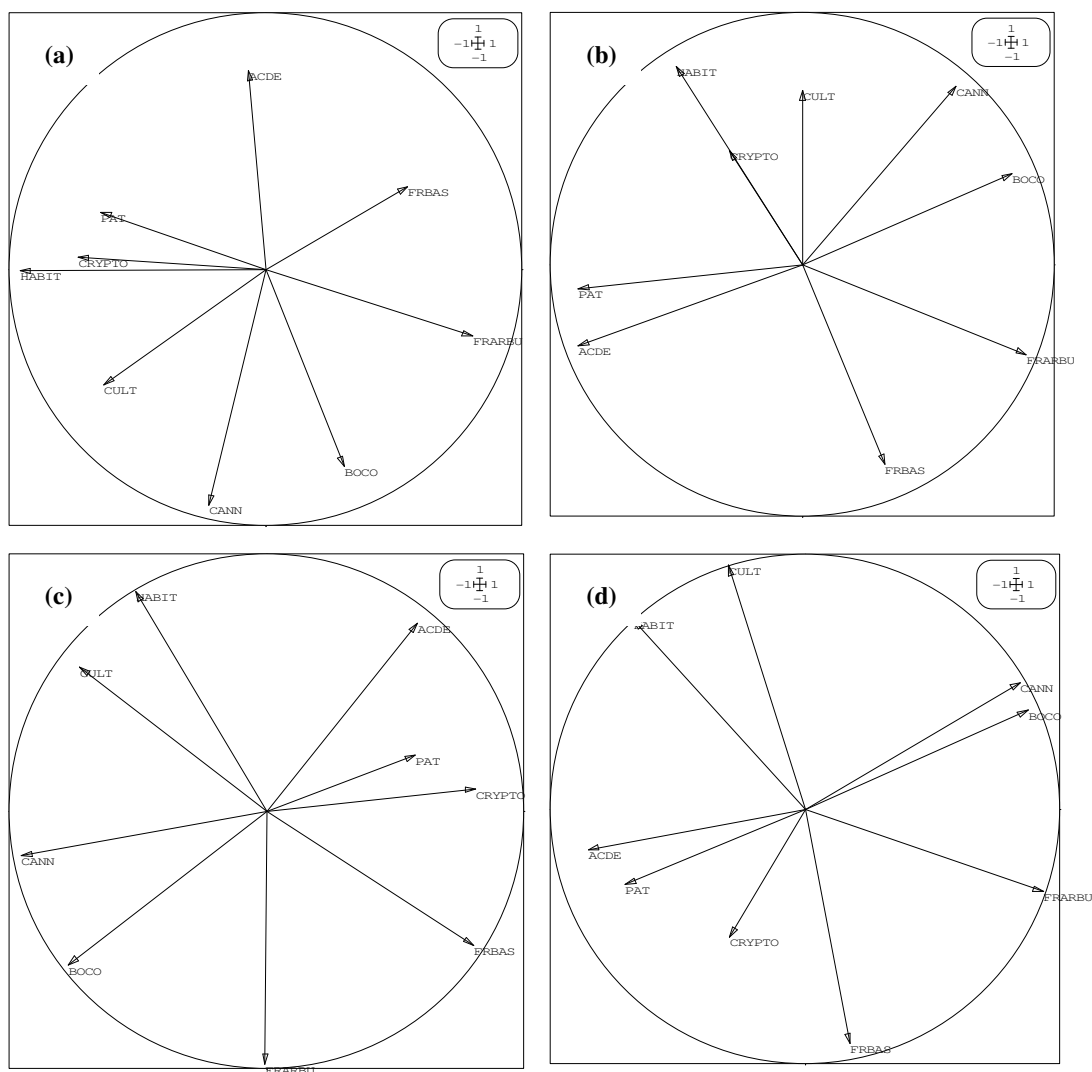


Figure 3.22. Variation d'indices de diversité relatifs à l'avifaune recensée au sein de 4 espaces envahis par *A. mearnsii* en fonction de la taille du grain : évolution de 4 indices avec la taille du grain pour l'ensemble des 4 zones étudiées ; (b) évolution de la richesse spécifique en fonction de la taille du grain pour chacune des 4 zones.

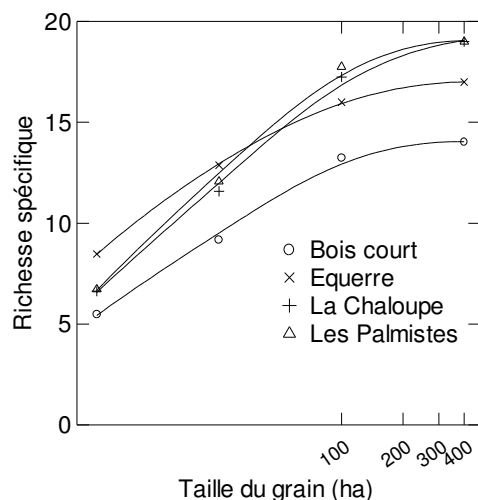
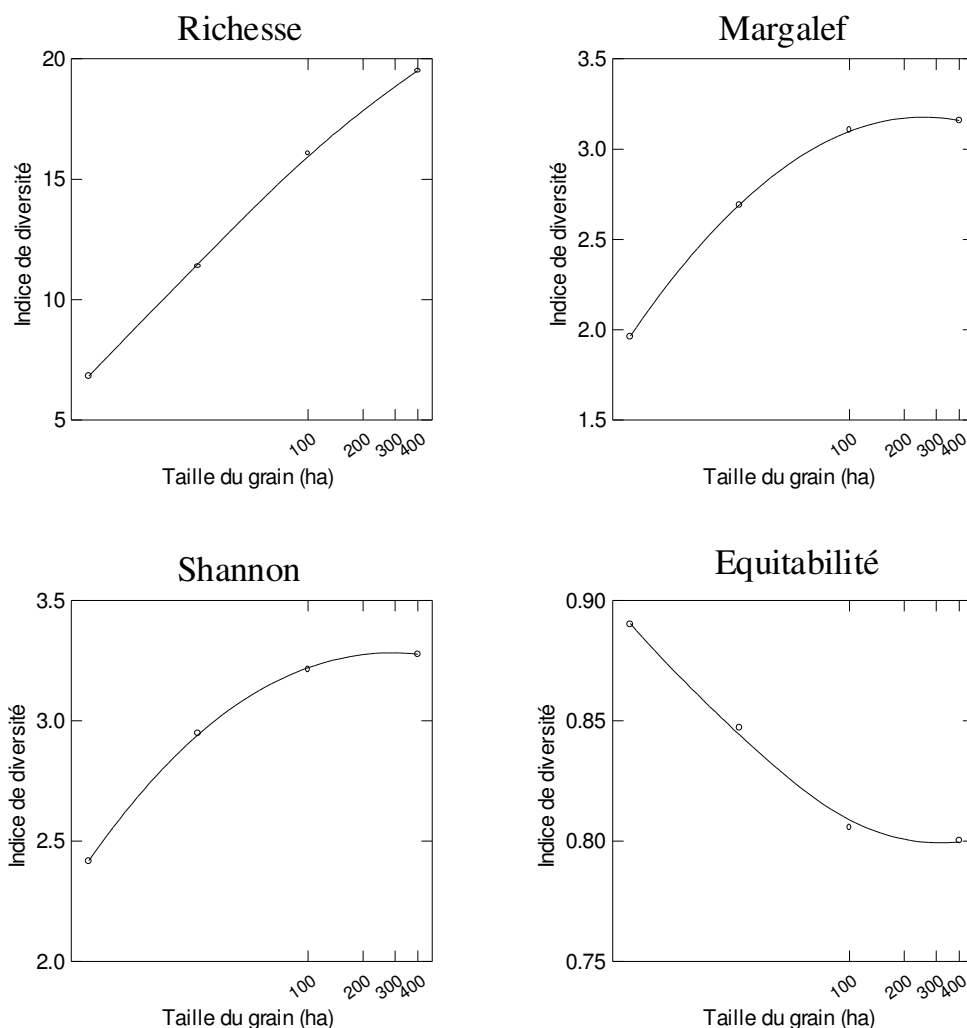
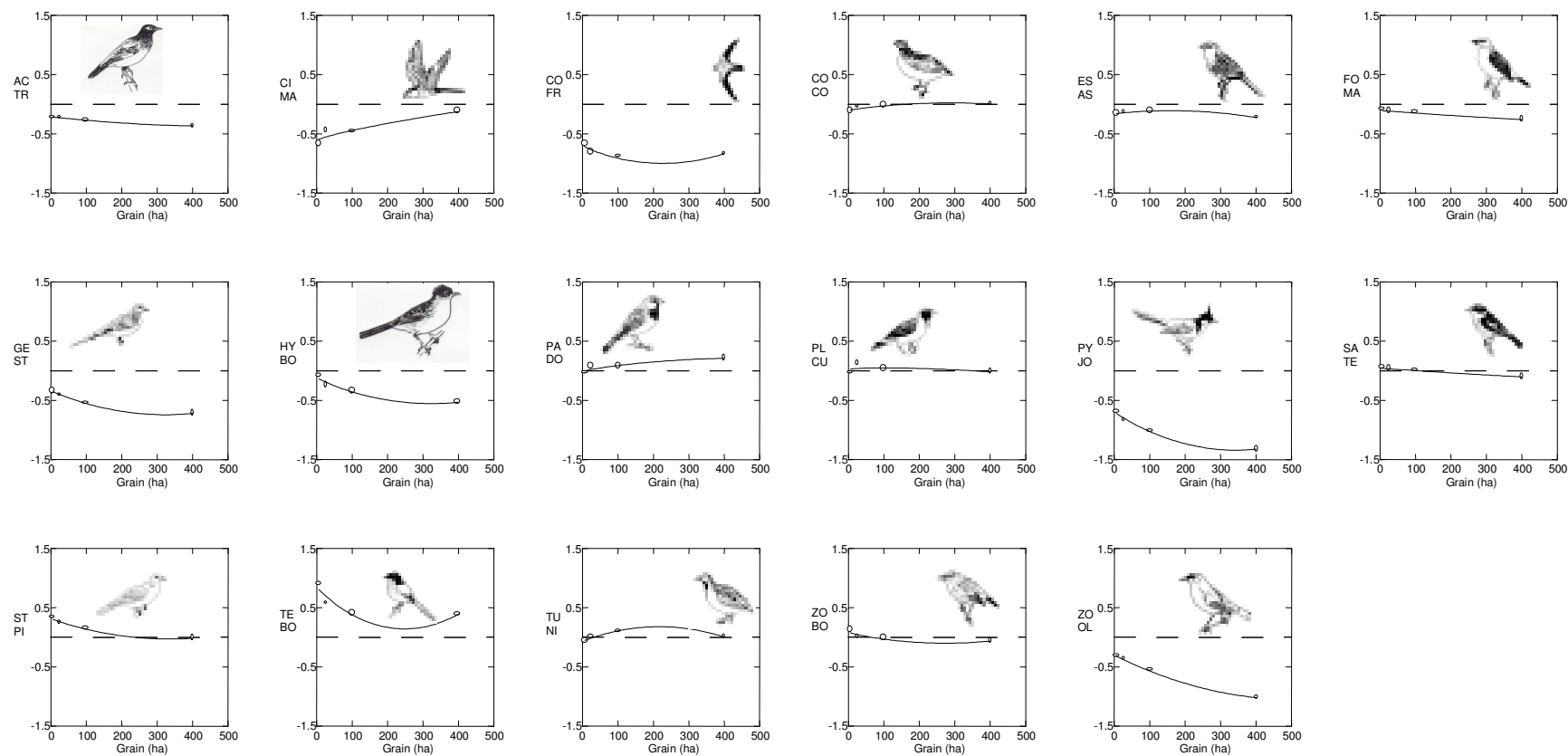


Figure 3.23. Variation d'indices de diversité relatifs à l'avifaune recensée au sein de 4 espaces envahis par *A. mearnsii* en fonction de la taille du grain : évolution de la richesse spécifique en fonction de la taille du grain pour chacune des 4 zones.

Figure 3.24. Evolution en fonction du grain d'analyse de l'écart de la densité de *A. mearnsii* au sein de l'habitat des 17 espèces les plus fréquentes (courbe pleine) à la densité moyenne (courbe en pointillés) sur l'ensemble des habitats.



B. IMPACT SUR LA FLORE, INDICATEUR DE BIODIVERSITE A L'ECHELLE DES TACHES DE COLONISATION

1. METHODOLOGIE

1.1. Organisation de l'étude

a. Questions de recherche à la base des analyses

Les analyses sont organisées pour apporter des éléments de réponse à trois questions qui précisent point par point les relations entre l'invasion d'*A. mearnsii* et la composition de la flore : (1) quelle diversité floristique observe-t-on dans les bois d'acacias, en référence notamment à ce que l'on observe sur l'ensemble du gradient altitudinal ? (2) La richesse floristique des sous-bois diminue-t-elle ou augmente-t-elle avec le vieillissement du peuplement d'acacias et, en particulier, que dire de la richesse en plantes indigènes ? (3) Dans quelle mesure la structure spatiale et la localisation du bois (éloignement aux reliques de forêt primaire) détermine-t-ils la diversité floristique du sous-bois ?

Ces questions supposent de recueillir sur la base d'un plan d'échantillonnage un ensemble d'informations relevant de l'identité des espèces présentes, leur biologie, la richesse spécifique observée, l'âge et la structure des bois, mais également les facteurs du milieu ainsi que des données spatiales sur les bois.

b. Démarche générale

La théorie des communautés végétales est principalement basée sur la réponse de chaque espèce aux diverses conditions d'habitat, à l'hétérogénéité spatiale, à la productivité, aux interactions entre espèces (facilitation, compétition), ainsi qu'à des processus à forte composante aléatoire (perturbations, dispersion) (Huston, 1994 ; Noy-Meir et Van der Maarel, 1987 ; Pollock *et al.*, 1998). La composition de ces communautés dépend en outre de l'échelle à laquelle on se situe (Wiens, 1989). L'étude menée sur la composition floristique des assemblages d'espèces végétales au sein des bois d'*Acacia mearnsii* porte sur les conditions d'habitat, à différentes échelles.

Le choix des méthodes utilisées dans le recueil des données phyto-écologiques est important car c'est en partie de lui que vont dépendre l'ensemble des résultats. Il paraît impossible d'éliminer totalement des éléments subjectifs liés à l'accessibilité des ensembles inventoriés (recherche de sites accessibles, sélection des taxons les plus aisés à identifier) dans l'application de ces méthodes, mais ceux-ci peuvent être réduits à leur minimum en déclinant le plan d'échantillonnage selon trois étapes (Bouxin, 1975) :

- la sélection des sites (stratification),
- la taille et la forme des relevés ainsi que le nombre de relevés,
- leur positionnement sur les sites.

1.2. Sélection des sites : critères de stratification

Les critères de stratification devaient être repérables sur les photographies aériennes. On a été retenus l'altitude, l'âge et la largeur du bois. Dans l'idéal, il aurait fallu, pour chaque combinaison de critères, retenir autant de bois d'acacias dans les Hauts du sud que dans les Hauts de l'ouest. Mais chaque

combinaison de critères étant plus ou moins fréquente sur chacune des deux sous-régions, ce principe de parité ne rejoint pas la réalité des situations et n'a donc pu être appliqué.

a. *L'altitude*

L'altitude a été considérée *a priori* comme le facteur de plus déterminant de la variabilité floristique à l'échelle régionale. Deux classes d'altitude ont été retenues : 800-1200 m, et 1200-1800 m. D'une part, aucun véritable bois d'acacia n'est présent en deçà de 800 m et au-dessus de 1800 m dans la zone d'étude. D'autre part, l'altitude moyenne 800 m marque le passage entre les séries de végétation mégatherme et mésotherme, et l'altitude moyenne 1200 m représente la limite entre les bois de couleurs et la forêt à *Acacia heterophylla* (Rivals, 1952).

b. *L'âge du bois*

L'âge du bois a été *a priori* supposé comme constituant un bon indice de la structure et de la composition du bois, et se rattache directement aux questions de recherche posées. Les bois d'acacias ont été considérés comme équiennes dans la mesure où les peuplements étudiés se sont constitués à partir d'une réserve de semences dans le sol. Quatre classes s'ajustant aux photographies aériennes disponibles ont été distinguées¹.

La classe « > 48 ans » correspond à des bois visibles sur les photos aériennes de 1950, 1978 et 1996, et encore présents lors des relevés réalisés en 1998. La présence de gros arbres, souvent couchés par les cyclones, permet de vérifier qu'il n'y a pas eu entre temps défrichement, puis à nouveau mise en friche, et qu'il ne s'agit donc pas dans ce cas de bois plus jeunes. La classe « 20-48 ans » regroupe les bois non visibles sur les photographies de 1950, mais présents en 1978 et 1996. Là encore, l'observation sur le terrain permet de vérifier qu'il n'y a pas eu non plus de remise en culture entre ces deux dates. Il restait ensuite à repérer sur les photos aériennes de 1996 les bois de moins de 20 ans, absents des photos de 1978, et constituant la troisième classe. Nous avons distingué une quatrième sous-classe rassemblant les bois présentant une ponctuation très dense liée au port conique des jeunes arbres. La confrontation des données au terrain et aux dires des agriculteurs montre que ces bois sont d'un âge inférieur à cinq ans.

c. *La largeur du bois*

La largeur des bois est également retenue comme critère de stratification afin d'analyser les effets éventuels de lisière. C'est le seul critère morphologique qui a été retenu dans l'étape de stratification. L'utilisation de la surface aurait été très délicate dans la mesure où l'on pouvait d'une part se trouver en présence de bois contigus d'âges différents et où, d'autre part, une partie du bois pouvait avoir disparu. Les bois d'acacias étant essentiellement organisés en lanières, la largeur maximale a été considérée comme un critère satisfaisant, de fait préférée à l'évaluation peu pertinente de la valeur moyenne de cette largeur.

d. *Pertinence du choix des critères de stratification*

Il est *a priori* souhaitable de se baser sur des critères de stratification indépendants de manière à couvrir le maximum de variabilité au sein des situations étudiées. Or, il apparaît que l'éventail des classes d'altitude diffère d'une classe d'âge à l'autre (Figure 3.25). On observe au sein de l'échantillon que plus la classe d'âge est faible et moins elle se distribue sur une large amplitude altitudinale, à l'exception de la classe « > 48 ans » que l'on ne rencontre qu'entre 1100 m et 1400 m. Autrement dit, ce sont les bois de moyenne altitude qui présentent la gamme d'âges la plus étendue.

¹ L'estimation de l'âge réel en recourant par exemple à une tarière de Pressler (Depommier et Détéienne, 1996) avait été initialement envisagée, pour être finalement rejetée. Les individus âgés sont en effet couchés, puis repartent à partir de rejets plus jeunes, de sorte que l'âge réel ne peut être précisément estimé par ce moyen.

Figure 3.25. Distribution des échantillons en fonction de l'altitude et des classes d'âge. Les classes d'altitude sont 1 : 800-900, 2 : 900-1000 ; 3 : 1000-1100 ; 4 : 1100-1200 ; 5 : 1200-1300 ; 6 : 1300-1400 ; 7 : 1400-1500, 8 : 1500 et plus. Les classes d'âge sont : 1 : < 1 an, 2 : 1-2 ans, 3 : 2-5 ans, 4 : 5-20 ans, 5 : 20-48 ans, 6 : > 48 ans.

On observe que plus la classe d'âge est faible et moins elle se distribue sur un gradient altitudinal élevé, à l'exception de la classe d'âge 6 (plus de 48 ans) que l'on ne retrouve que dans les classes d'altitude 4 à 6 (1100 à 1400 m d'altitude).

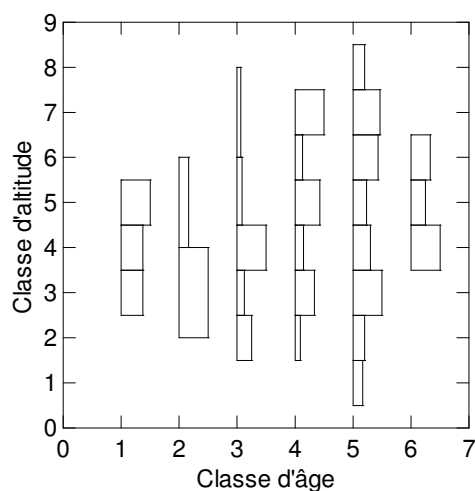
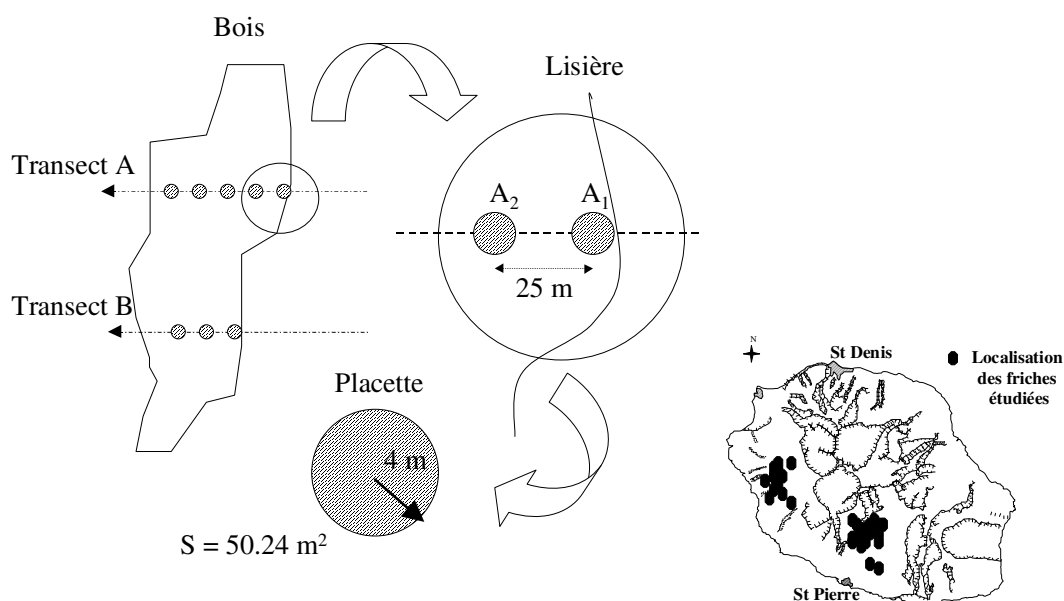


Figure 3.26. Positionnement des placettes par rapport aux bois d'acacias échantillonnés selon un ou plusieurs transects.



1.3. Choix de la taille et de la forme des relevés, et détermination du nombre de relevés

a. Choix des bois

48 bois ont été sélectionnés au sein desquels 199 placettes circulaires ont été étudiées : 102 (51.3 %) dans les Hauts du Tampon et 97 (48.7 %) dans l'Ouest. Le choix tient compte de critères d'accessibilité et d'homogénéité des bois qui ont en ont limité l'éventail des possibilités. Ont notamment été rejetés les bois associant deux peuplements contigus d'âges différents. Le nombre de bois étant relativement faible, il a fallu maximiser le nombre de placettes pour assurer la robustesse des résultats. Pour des bois de grande taille, plusieurs transects ont ainsi été réalisés.

b. Choix de la taille des placettes

La taille de chaque placette a été fixée au voisinage de 50 m² (précisément 50.24 m²) ce qui correspond à un rayon de 4 m. Il est probable que la superficie d'une placette élémentaire reste dans la plupart des cas inférieure à l'aire minimale², ce qui aurait pu compromettre *a priori* la validité des analyses. Toutefois, la flore des sous-bois d'acacias ne rassemblant que des espèces annuelles ou vivaces, voire arbustives à faible développement, ceci justifie de recourir à des placettes de faible surface. Nous avons choisi un grain d'échantillonnage fin (faible variance intra des relevés) afin de pouvoir multiplier les relevés (variance inter grande) pour augmenter les chances de mettre en évidence les processus étudiés (Wiens, 1989). La forme circulaire répond quant à elle à un souci de commodité, un rayon de 4 m étant aisé à placer mentalement sur le terrain.

c. Positionnement des placettes

Les placettes sont distribuées le long de transects perpendiculaires à l'allongement principal de chaque bois. Les placettes sont distribuées le long des transects de la lisière vers l'intérieur du bois (*Figure 3.26*) pour rendre compte d'un gradient de facteurs physiques tels que la lumière, la température ou l'humidité relative (Cadenasso *et al.*, 1997). Le centre de la première placette est situé à 4 m de la lisière. Les centres de deux placettes successives sont espacés de 25 m l'un de l'autre. Pour les grands bois, deux et parfois trois transects ont été retenus.

1.4. Relevés phytosociologiques

a. Relevés en sous-bois d'acacias

Les relevés phytosociologiques se basent sur l'abondance-dominance des plantes, et caractérisent donc à la fois le recouvrement et la fréquence des espèces végétales présentes au sein de chaque relevé. Nous nous sommes référés à l'échelle d'abondance-dominance à 6 niveaux de Braun-Blanquet. Les campagnes se sont déroulées de début avril à fin juin 1998³. Ceci a permis de bénéficier de bonnes conditions de détermination des espèces avant l'hiver austral où la majorité des herbacées annuelles ont terminé leur cycle (Blanfort, 1998). La détermination de nombreuses plantes exotiques a imposé de recourir à des ouvrages aussi divers que la Flore des Mascareignes (Bossier *et al.*, 1980), le Guide des Graminées, Carex, Joncs et Fougères d'Europe (Farrer *et al.*, 1991), l'ouvrage Weeds of Sugar Cane in Mauritius (Mc Intyre, 1991), le Handbook of Hawaiian Weeds (Haselwood *et al.*, 1983), la

² L'aire minimale est la « surface représentative d'un individu d'association végétale, au-delà de laquelle le nombre d'espèces inventoriées n'augmente plus que d'une manière négligeable » (Delpech *et al.*, 1985).

³ Ces observations ont été réalisées avec l'aide de J.M. Médoc (stagiaire) et V. Bénard (VAT).

Flore des graminées des pâturages et des cultures à Madagascar (Bossier, 1969) ou le Guide des mauvaises herbes des Petites Antilles (Fournet et Hammerton, 1991). Sur les 108 espèces rencontrées, 12 n'ont pu être déterminées avec certitude, la plupart du temps parce que les organes reproducteurs n'étaient pas présents sur la plante. Parmi celles-ci, cinq (deux ptéridophytes et trois graminées) ont été relevées dans au moins 5 relevés.

b. Relevés complémentaires le long du gradient altitudinal

En complément à l'étude de la composition floristique des sous-bois, des relevés portant sur les plantes exotiques naturalisées ont été réalisés le long du gradient altitudinal, en mars et avril 1998 sur le versant de l'île situé sous le vent, le long de trois transects altitudinaux allant du Grand-Bénare (2896 m) à l'embouchure de la Grande Ravine, du Petit Bénare (2543 m) à l'exutoire de la Ravine des Avirons, et du Nez de Bœuf (2136 m) jusqu'à Terre Rouge (*Figure 3.27*). Pour chaque transect, la progression s'est effectuée le long de sentiers pédestres situés à l'écart des routes. Les relevés floristiques ont été notés en présence-absence dans un rayon de 10 m autour d'un point central. Seules les plantes exotiques non délibérément multipliées par l'homme ont été prises en compte. Un altimètre électronique de précision a été utilisé pour positionner les relevés de 10 m en 10 m d'altitude. Les relevés ont porté sur un ensemble de 803 placettes.

Seules les 120 espèces observées dans cinq relevés au moins ont été prises en compte au sein d'un total de 180 plantes. La richesse spécifique cumulée ainsi que le turnover des espèces ont été calculés au sein de bandes altitudinales successives de 100 m de dénivellation. Ce turnover correspond, pour une bande altitudinale donnée, au total des espèces ayant leur limite altitudinale inférieure ou supérieure au sein de cette bande (Odland et Birks, 1999).

1.5. Mesure des descripteurs du milieu

Les descripteurs du milieu relèvent de trois niveaux emboîtés (site, bois, placette), chaque niveau inférieur étant sous l'influence des niveaux supérieurs dont les processus et les caractéristiques valent pour des échelles plus larges.

a. Descripteurs des sites

A l'échelle du site ont été relevés l'altitude (avec une précision de 10 m donnée par la carte IGN au 1/25.000), les grands traits du climat (pluviométrie moyenne annuelle, température moyenne annuelle, température minimale absolue du mois le plus froid) extraits de cartes climatiques (Raunet, 1991) et l'unité morphopédologique correspondante (Raunet, 1991). Les variables thermométriques ont été éliminées car trop corrélées à l'altitude ($r = -0.656$, $p < 0.0005$ pour la température moyenne annuelle ; $r = -0.671$, $p < 0.000$ pour la température minimale absolue du mois le plus froid)⁴. De même, du fait de l'organisation du relief sur le versant sous le vent, pente et exposition sont corrélées ($r = 0.420$, $p < 0.000$). Seule la pente, exprimée par une variable quantitative plus fine que l'exposition, a donc été conservée. Enfin, l'âge apparaît corrélé au type d'humus ($r = 0.425$, $p < 0.000$) mais cette dernière variable représente un indicateur d'activité biologique des sols qui ne peut pas être éliminé du tableau mésologique du fait de l'intérêt écologique qu'il représente.

⁴ Ces corrélations restent faibles dans la mesure où les températures ont été regroupées en classes correspondant chacune à une bande située entre deux isothermes tels que figurés dans les cartes climatiques (Raunet, 1991). En valeurs réelles, ces corrélations sont beaucoup plus élevées, comme nous l'avons vu dans la partie II en présentant la variation altitudinale de la température.

Les sols ont été divisés en 7 catégories⁵, classés des sols les plus épais vers les sols les moins épais : andosols désaturés non perhydratés sur cendres épaisses (1), andosols désaturés perhydratés chromiques à « mascareignite » (2), andosols perhydratés podzoliques à « mascareignite » sur cendres assez épaisses (3), andosols désaturés perhydratés chromiques sur cendres assez épaisses avec gratons (4), andosols désaturés perhydratés chromiques sur cendres peu épaisses avec gratons (5), gratons à sols bruns andiques associés à des andosols non perhydratés sur cendres peu épaisses (6), sols à gratons prédominants (7).

b. Descripteurs des bois

Pour chaque bois ont été déterminés la largeur, à l'endroit où le transect a été réalisé, et l'âge du peuplement. L'âge a été réparti en 6 classes : A₁ (moins de 1 an, 7 placettes), A₂ (1-2 ans, 4 placettes), A₃ (2-5 ans, 9 placettes), A₄ (5-20 ans, 88 placettes), A₅ (20-48 ans, 75 placettes), A₆ (> 48 ans, 7 placettes). En se référant à un échantillon de jeunes bois d'âge connu, il est aisé de distinguer les classes A₁, A₂ et A₃ au sein des jeunes bois. Cet affinement de la classification des bois selon leur âge s'impose du fait de la croissance rapide de l'arbre et donc des changements de la structure des peuplements au cours des premières années. La distance à la formation végétale primaire la plus proche n'a pu être établie de façon certaine que pour un nombre limité de 41 placettes. La carte IGN ne distinguant pas les différents types de formations ligneuses, il était parfois impossible de préciser avec certitude la distance effective à la formation primaire la plus proche. Les photographies aériennes de 1996 tirées dans un format 40 cm x 50 cm étaient elles-mêmes peu maniables pour évaluer des distances pouvant couvrir plusieurs clichés, et nous n'avions plus accès aux photographies aériennes de 1997, de format plus réduit.

c. Descripteurs des stations

Chaque station a été renseignée⁶ par un jeu de descripteurs :

- la pente moyenne, mesurée à l'aide d'un clinomètre ;
- l'exposition, estimée à l'aide d'une boussole, mais qui présente une faible variabilité entre les placettes et n'a donc pas été retenue dans les analyses statistiques ;
- la distance du centre de la placette à la lisière la plus proche, mesurée à l'aide d'un topofil ;
- le bilan hydrique (négatif, nul ou positif), évalué visuellement selon l'aspect de la surface du sol ;
- le type d'humus dans l'horizon A₀ (eumull, mésomull, dysmull, moder, dysmoder⁷), qui constitue un descripteur de l'activité biologique de l'horizon superficiel ;
- la hauteur maximale des acacias, mesurée avec un dendromètre Suunto, mais qui n'a pas été conservée dans les analyses car elle est significativement corrélée à l'âge ($r = 0.366$, $p < 0.0005$) qui est donc considéré dans la suite du travail comme un indicateur satisfaisant de la hauteur maximale des arbres ;
- le taux de recouvrement des différentes strates projetées sur un plan horizontal.

Les strates de végétation sont identifiées selon une échelle logarithmique : ST₀₅ = 0-0.5 m ; ST₁ = 0.5-1 m ; ST₂ = 1-2 m ; ST₄ = 2-4 m ; ST₈ = 4-8 m ; ST₁₆ = 8-16 m ; ST₃₂ : 16-32 m (Prodon et Lebreton, 1981). La valeur de la projection de chaque strate est donnée en classes qui reprennent les six niveaux de Braun-Blanquet. La strate ST₃₂, qui a une valeur non nulle pour 17 placettes seulement, est éliminée des analyses. La strate ST₁ étant fortement corrélée à ST₀₅ et ST₂ entre elles (respectivement $r = 0.540$, $p < 0.001$; $r = 0.757$, $p < 0.001$), seules les quatre strates ST₁, ST₄, ST₈ et ST₁₆ sont utilisées dans les analyses. Les variables qualitatives, qui expriment un gradient (âge, unité morpho-pédologique, bilan hydrique et type d'humus) (AGE, PEDO, BIHY et HUMU), ont été considérées comme des variables semi-quantitatives (Tableau 3.7).

⁵ Ces catégories correspondent successivement aux unités 32-33, 36, 46, 34-35, 47-48, 54 et 58 distinguées par Raunet (1991).

⁶ Enfin, la surface terrière n'a pu être relevée en raison du grand nombre d'arbres couchés sur les parcelles de plus de 18 ans. Tous les descripteurs des stations ont été renseignés à la suite des relevés de végétation.

⁷ Cette classification correspond à un gradient décroissant de l'activité biologique.

Figure 3.27. Positionnement des transects pour l'étude de la distribution altitudinale de la flore exotique naturalisée.

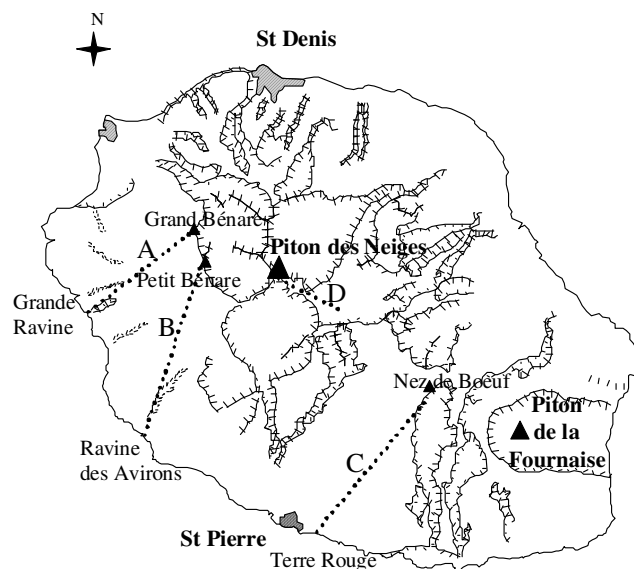


Tableau 3.7. Liste des 12 variables de milieu conservées pour l'analyse de la flore des sous-bois d'acacias.

ECHELLE	CODE	INTITULE	TYPE DE VARIABLE
Site	ALTI	Altitude (m)	Quantitative
	PLUV	Pluviométrie annuelle moyenne (mm/an)	Semi-quantitative
Bois	AGE	Age (ans)	Semi-quantitative
	PEDO	Unité morpho-pédologique	Semi-quantitative
Station	PENT	Pente moyenne (%)	Quantitative
	DILI	Distance à la lisière la plus proche (m)	Quantitative
	BIHY	Bilan hydrique	Semi-quantitative
	HUMU	Type d'humus	Semi-quantitative
	ST ₁	Taux de recouvrement 0.50-1 m	Quantitative
	ST ₄	Taux de recouvrement 2-4 m	Quantitative
	ST ₈	Taux de recouvrement 4-8 m	Quantitative
	ST ₁₆	Taux de recouvrement 8-16 m	Quantitative

d. Traits de vie

Les traits de vie ont été renseignés à partir des ouvrages ayant servi à la détermination de la flore. Beaucoup de traits de vie n'ont pu être décrits pour l'ensemble des plantes rencontrées. Seuls ont pu être conservés le type biologique, le mode de dissémination (ornithochorie, anémochorie, hydrochorie), le tempérament à l'égard de la lumière et les exigences à l'égard de l'humidité des sols.

2. RESULTATS

2.1. Distribution altitudinale de la flore exotique

a. Variation altitudinale de la richesse spécifique

L'analyse de la variation de la richesse de la flore exotique naturalisée le long du gradient altitudinal fournit des indications précieuses dont on tiendra compte dans l'appréciation de la richesse floristique des sous-bois d'acacias. La richesse spécifique moyenne des relevés sur l'ensemble du gradient est de 7.0 ± 4.3 espèces par relevé, pour une médiane de 6.7. La richesse spécifique cumulée au sein de chaque bande altitudinale de 100 m atteint des valeurs maximales de 63 et 62 espèces, respectivement dans les bandes 300-400 m et 1300-1400 m (*Figure 3.28*). Sept espèces seulement, toutes herbacées, ont été rencontrées au-delà de 2800 m d'altitude : *Erigeron bonariensis*, *E. karwinskianusi*, *Hypochaeris radicata*, *Holcus lanatus*, *Eragrostis pilosa*, *Rumex crispus* et *Verbascum pulverulentum*. Les quatre espèces ligneuses atteignant les altitudes les plus élevées sont *Acacia mearnsii* (2060 m), *Solanum auriculatum* (2030 m), *Ulex europaeus* (1960 m) et *Rubus alceifolius* (1860 m).

La courbe de tendance exprimant la variation de la richesse spécifique cumulée au sein des bandes altitudinales de 100 m d'amplitude est une courbe en cloche (*Figure 3.28*) et présente la même allure générale que la courbe de variation altitudinale de la richesse en oiseaux. Lorsque l'on progresse en altitude depuis le niveau de la mer, cette courbe traduit d'abord une augmentation rapide du nombre d'espèces jusqu'à la bande 300-400 m d'altitude. La richesse spécifique croît ensuite plus lentement jusqu'à la manifestation d'un pallier. Un maximum se manifeste alors dans la bande 1300-1400 m, au milieu du gradient, de manière semblable à ce qui est observé pour les oiseaux. Au-delà de cette valeur, la richesse spécifique décroît rapidement et se montre négativement corrélée à la valeur supérieure de chaque bande altitudinale correspondante ($r = -0,934$; $p < 0,001$). Dans cette partie supérieure du gradient, la flore exotique envahissante s'appauvrit d'une espèce tous les 32 m.

Parallèlement, le turnover décroît d'abord rapidement du niveau de la mer jusqu'à 600-700 m pour se stabiliser jusqu'à 2000 m environ avant de décroître à nouveau pour s'annuler dans la bande 2400-2500 m (*Figure 3.28*).

b. Distribution de la flore le long du gradient altitudinal

L'amplitude altitudinale est bien corrélée à l'altitude maximale des espèces ($r = 0,758$; $p < 0,001$). Les zones de haute altitude sont donc préférentiellement occupées par des plantes exotiques ubiquistes. L'ordination décroissante des amplitudes des espèces, d'aucune signification écologique d'ensemble, montre qu'un quart des espèces ont une amplitude comprise entre 500 et 1000 m. Seules six espèces, toutes herbacées, ont une amplitude altitudinale supérieure à 2000 m : *Eragrostis tenuifolia* (2740 m), *Erigeron bonariensis* (2690 m), *Eragrostis pilosa* (2590 m), *Erigeron karwinskianus* (2120 m), *Hypochaeris radicata* (2090 m) et *Holcus lanatus* (2080 m). On retrouve ici six des sept espèces observées au-dessus de 2700 m d'altitude.

Figure 3.28. Variation avec l'altitude de la richesse spécifique et du turnover des plantes exotiques envahissantes.

Les valeurs sont établies pour des bandes de 100 m de dénivellation. Lissage DWLS, tension 0,5.

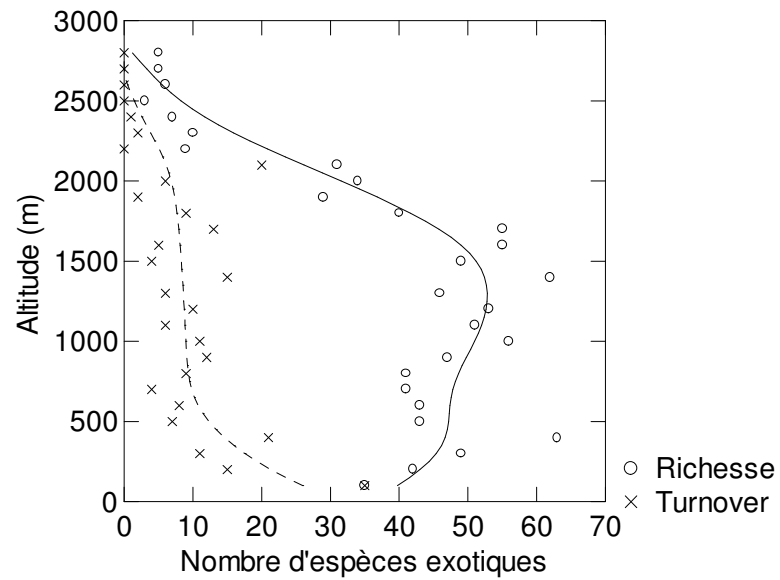
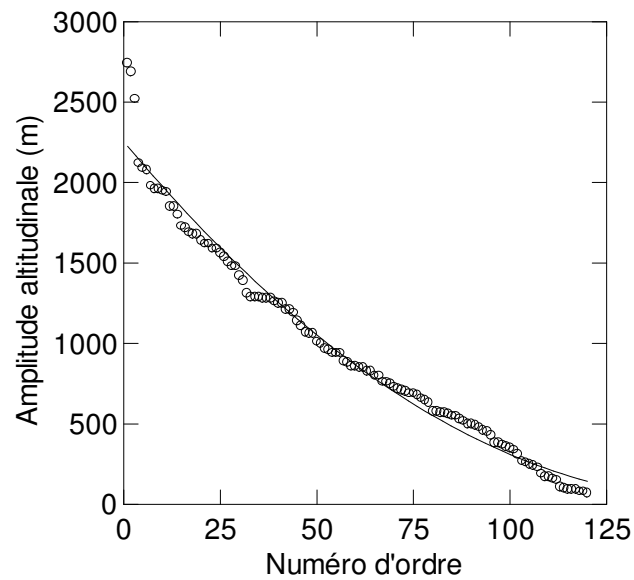


Figure 3.29. Ordination décroissante de l'amplitude altitudinale des 120 plantes envahissantes retenues dans l'analyse du gradient altitudinal.



Parmi les 120 plantes envahissantes rencontrées, 74 sont natives de régions tropicales et 35 de zones tempérées. Les richesses moyennes en plantes exotiques tropicales et tempérées sur l'ensemble du gradient sont significativement différentes (respectivement 4.50 et 2.47 ; $p < 0,001$).

Les courbes de variation de la richesse spécifique selon ces deux domaines climatiques d'origine montrent toutes deux un plafonnement à mi-altitude (*Figure 3.30*). Cependant, vers 300 m d'altitude, un premier pic se manifeste pour les espèces tropicales seulement.

Sur l'ensemble des relevés, sept espèces s'observent avec une fréquence au moins égale à 0,2 : *Hypochaeris radicata* (0,47), *Lantana camara* (0,37), *Solanum auriculatum* (0,35), *Erigeron karwinskianus* (0,27), *Acacia mearnsii* (0,25), *Sporobolus indicus* (0,21) et *Ipomea tricolor* (0,20). *Acacia mearnsii* constitue le seul arbre relevant de cette catégorie. Les six espèces ligneuses observées avec une fréquence moyenne supérieure ou égale à 0,1 sur l'ensemble du gradient sont *L. camara* (0,37), *S. auriculatum* (0,35), *A. mearnsii* (0,25), *Leucaena leucocephala* (0,16), *Litsea glutinosa* (0,14) et *Rubus alceifolius* (0,12).

2.2. Présentation de la flore relevé dans les friches colonisées par *A. mearnsii*

a. Ensemble de la flore

Sur les 108 espèces relevées dans l'ensemble des placettes, six espèces herbacées ne relevant pas de la flore indigène n'ont pu être déterminées, ceci en l'absence de pièces de reproduction. Parmi les espèces identifiées, 90 sont exotiques et 18 sont indigènes, c'est-à-dire endémiques soit de l'ensemble Mascareignes-Madagascar-Afrique (3 espèces), soit de la région afro-malgache (2 espèces), soit de Madagascar et des Mascareignes (2 espèces), soit des Mascareignes (7 espèces), soit enfin de La Réunion (4 espèces).

Les graminées sont les plus représentées avec 18 % des espèces. Viennent ensuite les composées (9 %), les cypéracées (6 %), les polygonacées (4 %), les ptérydophytes (4 %), les rosacées (4 %), les solanacées (4 %) et les euphorbiacées (3%). On note que 48 % de la flore relevée relève de familles faiblement représentées.

Les espèces non pérennes prédominent, parmi lesquelles les herbacées vivaces sont les plus représentées (24.5 %). Avec 37 espèces (36.2 %), les espèces ligneuses représentent toutefois une fraction floristique importante de la flore des jachères plus ou moins récemment colonisées par *A. mearnsii* (*Tableau 3.8*). Aucune plante épiphyte n'est observée.

b. Espèces indigènes

Les 18 espèces indigènes sont très peu fréquentes, à l'exception de *Hypericum lanceolatum* et *Philippia montana*, espèces pionnières communes à La Réunion, retrouvées dans environ 10 % des relevés. Seules cinq espèces ont été rencontrées dans au moins cinq placettes : *Claoxylon glandulosum*, *Cyathea borbonica*, *H. lanceolatum*, *P. mauritiana* et *Rubus apetalus*. Aucune plante indigène n'est présente dans les classes d'âge 1 et 2 des bois. Seul *Philippia montana* a été rencontré une fois dans la classe d'âge 3.

Toutes les autres espèces ne s'observent au mieux qu'à partir de la classe 4 (*Tableau 3.9*).

Figure 3.30. Variation altitudinale de la richesse spécifique en plantes exotiques envahissantes. (a) : espèces de zones tempérées ; (b) espèces de zones tropicales. Lissage DWLS, tension 0,5.

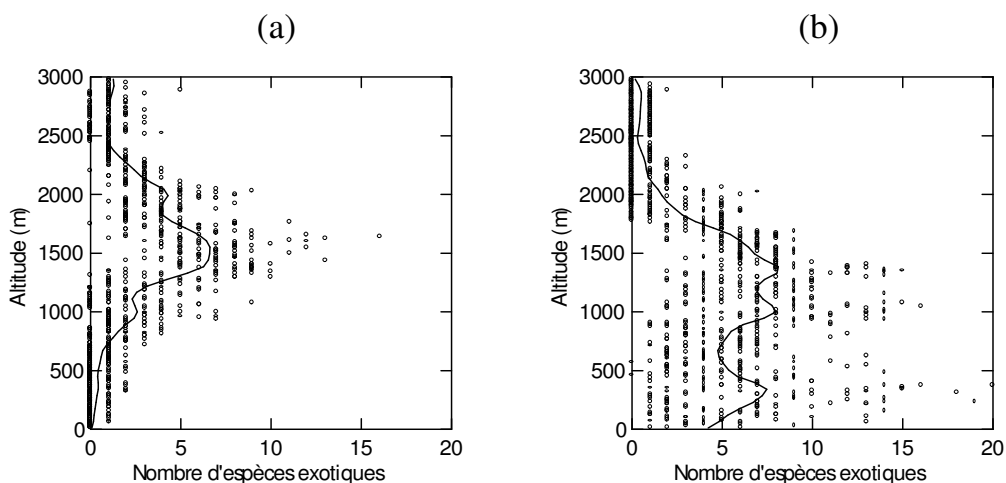


Tableau 3.8. Distribution des 102 espèces déterminées au sein de la flore des sous-bois d'acacias

Types biologiques	Groupes taxonomiques	Espèces
Annuels	Graminées	3
	Herbacées diverses	16
Bisannuels	Herbacées bisannuelles	1
Vivaces	Graminées	10
	Herbacées diverses	25
	Cypéracées	6
	Ptéridophytes	4
Ligneux	Divers	37
	TOTAL	102

Tableau 3.9. Liste des 18 espèces indigènes rencontrées : nombre de placettes correspondantes et étendue des classes d'âge des bois représentées par ces placettes (Afr = Afrique, Réu = Réunion, Mad = Madagascar, Mau = Maurice, Ro = Rodrigue).

Code	Espèce	Placettes	Aire biogéographique	Age
ANBO	<i>Antirhea borbonica</i> J.F. Gmelin	1	Réu-Mau	6
APTH	<i>Aphloia theiformis</i> (Vahl) Benn.	4	Réu-Mau-Mad-Afr	4-6
CLGL	<i>Claoxylon glandulosum</i> Boivin ex Baillon	9	Réu	4-6
CLMA	<i>Clematis mauritiana</i> Lam.	4	Réu-Mau-Mad-Afr	4-6
CYBO	<i>Cyathea borbonica</i> Desv.	7	Réu-Mau	4-6
CYEX	<i>Cyathea excelsa</i> Swartz	4	Réu-Mau	4-6
DOAP	<i>Doratoxylon apetalum</i> (Poir.) Redlk.	1	Réu-Mau-Mad	6
HYLA	<i>Hypericum lanceolatum</i> (Lam.) DC	20	Réu-Mau-Afr	4-6
LIFL	<i>Liparis flavescens</i> (Thou.) Lindl.	2	Réu-Mau-Mad	6
MORO	<i>Monimia rotundifolia</i> Thou	2	Réu	5
NUVE	<i>Nuxia verticillata</i> Lam.	2	Réu-Mau	4
OCOB	<i>Ocotea obtusata</i> (Nees) Kosterm.	1	Réu-Mau	6
OLLA	<i>Olea lancea</i> Lam.	1	Réu-Mau-Rod	5
PHMO	<i>Philippia montana</i> (Willd.) Klotzsch	20	Réu	3-5
PHPH	<i>Phyllanthus phillyreifolius</i> Poir.	1	Réu	5
PISE	<i>Pittosporum senecia</i> Putterl.	1	Réu-Mau	4-5
RUAP	<i>Rubus apetalus</i> Poir. var. <i>apetalus</i>	6	Réu-Mad-Afr	4-6
SMAN	<i>Smilax anceps</i> Willd.	1	Réu-Mau-Afr	5

Tableau 3.10 : Liste des plantes observées dans plus de 5 placettes (Eur. : nom français donné en Europe, R. : nom donné à La Réunion) et nombre de placettes (N) correspondant.

Code	Nom scientifique	Nom commun	Famille	N
ACAS	<i>Achyranthes aspera</i> L.	Queue de rat (R.)	Amaranthacées	5
AGCO	<i>Ageratum conyzoides</i> spp. <i>conyzoides</i> L.	Herbe à bouc (R.)	Composées	15
BIPI	<i>Bidens pilosa</i> L.	Piquant noir (R.)	Composées	10
CAOV	<i>Carex ovalis</i> L.	Laîche des lièvres (Eur.)	Cypéracées	5
CLGL	<i>Claoxylon glandulosum</i> Boivin ex Baillon	Bois d'oiseaux (R.)	Euphorbiacées	9
CODI	<i>Commelina diffusa</i> Burm. F.	Herbe de l'eau (R.)	Commélinacées	6
COSU	<i>Conyza sumatrensis</i> (Retz.) E. Walker	Camomille sauvage (R.)	Composées	25
CRJA	<i>Cryptomeria japonica</i> (L.f.) Don	Crytoméria du Japon (Eur., R.)	Taxodiacées	6
CYBO	<i>Cyathea borbonica</i> Desv.	Fanjan mâle (R.)	Cyathéacées	7
CYCU	<i>Cyperus cuspidatus</i> Kunth	Souchet à pointes aiguës (Eur.)	Cypéracées	7
CYEX	<i>Cyathea excelsa</i> Swartz	Fanjan (R.)	Cyathéacées	5
CYHA	<i>Cyperus halpan</i> L.	-	Cypéracées	7
CYRO	<i>Cyperus rotundus</i> L.	Souchet rond (Eur.), Zoumine (R.)	Cypéracées	9
DIRA	<i>Digitaria radicata</i> (Presl.) Miq.	Chiendent caille (Eur.)	Graminées	23
DUIN	<i>Duchesna indica</i> (Andrews) Focke	Fraise marron (R.)	Rosacées	37
ERKA	<i>Erigeron karwinskianus</i> DC.	Marguerite folle (R.)	Composées	14
ERTE	<i>Eragrotis tenuifolia</i> (Roxb.) Steud.	Eragrostide (Eur.)	Graminées	17
HEGA	<i>Hedychium gardnerianum</i> Roscoe	Longose (R.)	Zingibéracées	23
HYGL	<i>Hypochoeris radicata</i> L.	Porcelle glabre (Eur.), Chicorée (R.)	Composées	28
HYLA	<i>Hypericum lanceolatum</i> (Lam.) DC	Fleurs jaunes (R.)	Clusiacées	20
IPPU	<i>Ipomoea purpurea</i> (L.) Roth.	Ipomée pourpre (Eur.)	Convolvulacées	15
JUEF	<i>Juncus effusus</i> L.	Jonc diffus (Eur.), Jonc (R.)	Joncacées	8
JUTE	<i>Juncus tenuis</i> Willd.	Jonc grêle (Eur.)	Joncacées	31
KALA	<i>Kalankoe laxiflora</i> Baker	Herbe tortue (R.)	Crassulacées	5
LACA	<i>Lantana camara</i> L.	Corbeille d'or (R.)	Verbenacées	144
MOHI	<i>Montanoa hibiscifolia</i> Benth.	Marguerite de mai (R.)	Composées	8
OXCO	<i>Oxalis corniculata</i> L.	Oxalis corniculé (Eur.), Petit trèfle (R.)	Oxalidacées	47
OXLA	<i>Oxalis latifolia</i> Kunth.	Oxalis à larges feuilles (Eur.), Gros trèfle (R.)	Oxalidacées	16
PADI	<i>Paspalum dilatatum</i> Poir.	Herbe de miel (Eur.), Herbe sirop (R.)	Graminées	18
PAED	<i>Passiflora edulis</i> Sims	Grenadine (R.)	Passifloracées	12
PAFL	<i>Paspalum fluitans</i> (Ell.) Kunth	Herbe duvet (R.)	Graminées	11
PECL	<i>Pennisetum clandestinum</i> Chiov.	Kikuyu (Eur., R.)	Graminées	31
PEPU	<i>Pennisetum purpureum</i> Schumach.	Herbe éléphant (Eur.), Canne fourragère (R.)	Graminées	11
PHMO	<i>Philippia montana</i> (Willd.) Klotzsch	Branle vert (R.)	Ericacées	20
PLLA	<i>Plantago lanceolata</i> L.	Plantain lancéolé (Eur.), Petit plantain (R.)	Plantaginacées	30
PSCA	<i>Psidium cattleianum</i> Sabine	Goyavier de Chine (R.)	Myrtacées	6
PTAQ	<i>Pteridium aquilinum</i> (L.) Kühn	Fougère aigle (Eur.), fougère (R.)	Ptéridophytes	92
RUAL	<i>Rubus alceifolius</i> Poir.	Vigne maronne (R.)	Rosacées	22
RUAP	<i>Rubus apetalus</i> Poir. Var. <i>apetalus</i>	Ronce blanche (R.)	Rosacées	6
RURO	<i>Rubus rosifolius</i> Sm.	Framboise (R.)	Rosacées	33

SOAU	<i>Solanum auriculatum</i> Ait.	Brungellier marron (R.)	Solanacées	81
Sp.01	Ptérédiphytes	Capillaire (R.)	Ptérédiphyte	16
Sp.02	<i>Carex</i> sp.	<i>Carex</i> (R.)	Cypéracées	6
Sp.04	Graminées	-	Graminées	6
Sp.05	Graminées	-	Graminées	26
Sp.06	Ptérédiphytes	-	Ptérédiphyte	8
Sp.07	Graminées	-	Graminées	6
Sp.11	<i>Paspalum</i> sp.	-	Graminées	5
SPPY	<i>Sporobolus pyramidalis</i> P.B.	Queue de chat (Eur.)	Graminées	63
STDI	<i>Stenotaphrum dimidiatum</i> (L.) Brongn.	Traînasse (R.)	Graminées	5
ULEU	<i>Ulex europaeus</i> L.	Ajonc d'Europe (Eur.), Ajonc (R.)	Fabacées	22
VEBO	<i>Verbena bonariensis</i> L.	Verveine sauvage (Eur.)	Verbénacées	8

c. Espèces exotiques

Sur les 90 espèces exotiques rencontrées, 52 s'observent dans au moins 5 relevés et 30 dans au moins 10 relevés. Les espèces les plus fréquentes ont une large distribution mondiale : *Lantana camara* (72.3 % des placettes), *Pteridium aquilinum* (46.2 %), *Solanum auriculatum* (40.7 %) et *Sporobolus pyramidalis* (31.6 %). La Fougère Aigle constitue un cas atypique car cette plante sans doute indigène (Rameau, comm. pers.) mais considérée comme envahissante (Cronk et Fuller, 1995; Pakeman et Hay, 1997) est également l'une des plus dispersées dans le monde (Dolling, 1999). Considérant que cette espèce ne relève pas du patrimoine biologique majeur de La Réunion s'agissant d'une espèce de répartition mondiale, elle a été rattachée au groupe des exotiques.

Les espèces sont pour la plupart faiblement représentées (Figure 3.31), la fréquence d'apparition moyenne étant de 0.057 ± 0.100 , avec un maximum de 0.724 pour *Lantana camara*. Cette moyenne traduit néanmoins une exploration satisfaisante de la diversité des situations, assurée notamment en construisant l'échantillon le long d'un gradient altitudinal et selon différents âges de bois d'acacias.

2.3. Analyse de la diversité floristique des sous-bois

a. Diversité régionale

L'indice de similarité floristique entre les deux sous-régions est de 45.4 % (49 espèces communes à ces deux zones pour 108 espèces relevées). Le test de permutation, hautement significatif ($p = 0.002$), atteste d'une séparation régionale des cortèges floristiques des sous-bois d'acacias, l'inertie inter-classes après AFC ne représentant toutefois que 1.9 % de l'inertie totale. Les différences régionales, bien que significatives, peuvent donc être considérées comme significatives mais cependant mineures. Pour l'ensemble des analyses de données réalisées, nous n'entreprendrons donc pas de distinction régionale.

b. Traits de vie

Une forte proportion des espèces rencontrées (45 %) peut se propager par multiplication végétative (Tableau 3.11). Les espèces anémochores prédominent (64 %) mais le taux d'espèces zoochores reste élevé (35 %). Les espèces héliophiles, essentiellement présentes dans les jeunes bois, sont les plus nombreuses (64 %). L'essentiel de la flore des sous-bois d'acacias est représenté par des espèces de milieux frais à engorgés (78 %).

2.4. Analyse de la succession de végétation au sein des friches envahies par l'acacia

a. Première et deuxième années suivant l'abandon de la culture

La première année de mise en friche, la colonisation du terrain s'opère par des espèces essentiellement anémochores annuelles (*Ageratum conizoides*, *Digitaria timorensis*, *Erigeron bonariensis*, *Hypochaeris radicata*, *Plantago lanceolata*, *Oxalis corniculata*, *Verbena bonariensis*). A l'exception de *Duchesna indica*, elles ont un port dressé. Il s'agit d'espèces très communes non seulement à La Réunion (Bossier *et al.*, 1980) mais dans l'ensemble de la zone intertropicale (Fournet et Hammerton, 1991). Ce sont également des espèces à grande amplitude altitudinale. La plupart de ces espèces sont présentes à l'état de banques de semences avant même l'abandon de la culture (Ohtsuka, 1999).

Figure 3.31. Distribution des fréquences de relevé des 108 espèces végétales rencontrées.
Les cinq espèces les plus fréquentes sont nommées sur le graphique.

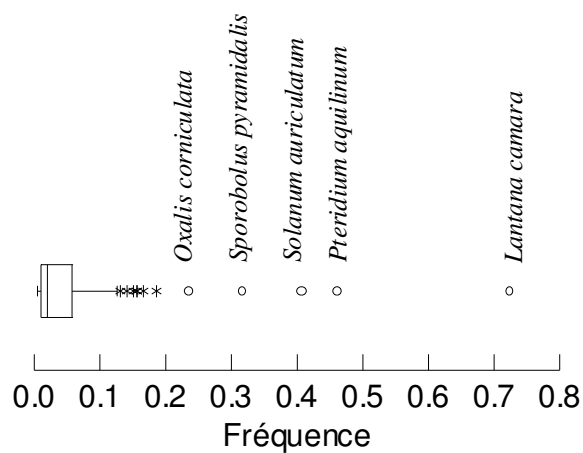


Tableau 3.11. Traits de vie au sein de la flore rencontrée dans les friches colonisées par l'acacia.

TRAIT BIOLOGIQUE	CATEGORIE	%
Multiplication végétative possible	1 : oui	45
	2 : non	55
Port	1 : Rampant	8
	2 : Dressé	91
	3 : Grimpant	12
Dispersion	1 : Anémophilie	64
	2 : Hydrochorie	19
	3 : Zoochorie	35
Tempérament	1 : héliophile	46
	2 : héliophile demi-ombre	27
	3 : demi-ombre	11
	4 : demi-ombre ombre	1
	5 : ombre	6
Exigence hydrique	1 : sec à frais	22
	2 : frais	2
	3 : frais à humide	32
	4 : humide	22
	5 : engorgé	4

Dans l'échantillon de placettes relevant de cette catégorie d'âge, *Pennisetum clandestinum* se montre particulièrement abondant (taux de recouvrement supérieur à 75 %) mais cela est peut-être lié à la faiblesse de l'échantillon relevant de cette même catégorie. Le nombre d'espèces relevées est au demeurant assez faible (24 espèces), ce qui confirme le sous-échantillonnage de cette classe d'âge par rapport aux autres classes.

La présence d'arbres perchoirs peut déclencher l'installation d'espèces ornithochores (*Duchesna indica*, *Lantana camara*, *Physalis peruviana*, *Rubus alcifolius*, *Rubus rosifolius*, *Solanum auriculatum*), vraisemblablement disséminées par le Martin triste (*Acridotheres tristis*) et, dans une moindre mesure, par le Bulbul orphée (*Pycnonotus jocosus*), oiseaux frugivores habitant les espaces cultivés dans les tranches d'altitude étudiées de la côte sous le vent.

On remarque qu'il n'y a aucune espèce présente en première année qui disparaisse dès la deuxième année. Par contre, la deuxième année voit apparaître dans l'échantillon de « nouvelles » espèces, dont il est cependant incertain qu'elles ne soient pas présentes dès la première année sans pour autant avoir été recensées comme telles. Entrent dans cette catégorie : *Artemisia vulgaris*, *Bracharia mutica*, *Cyperus rotundus*, *Eragrostis tenuifolia*, *Passiflora edulis*, *Paspalum nutans*, *Phyllanthus debilis*, *Sporobolus indicus*, *Tridax procumbens*. Sur la base des données relatives à cette étude, à l'exception sans doute de *P. edulis*, plante zoochore qui ne peut se développer que sur un support ligneux et qui n'est donc probablement pas présent dès la première année, il n'y a pas lieu d'établir une distinction entre la composition floristique des friches à *A. mearnsii* de première et deuxième année.

On observe que *A. vulgaris* et *T. procumbens* ne sont plus relevées dans des friches à *A. mearnsii* plus âgées. Cela est un peu surprenant pour l'Armoise (*A. vulgaris*) qui est une espèce vivace, le collet de la plante portant des bourgeons au ras du sol (Le Bourgeois *et al.*, 1999). Cela montrerait que cette espèce pourtant très nitrophile ne tire pas profit du voisinage d'une légumineuse fixatrice d'azote comme *A. mearnsii* mais il est plus vraisemblable qu'il s'agisse d'abord d'une plante à caractère franchement héliophile. L'absence de *T. procumbens* au-delà de la deuxième année est moins étonnant, s'agissant d'une plante annuelle à port dressé plutôt abondante en début de cycle (Le Bourgeois *et al.*, 1999).

b. Classe 2-5 ans

Dans cette catégorie d'âge pour laquelle 9 placettes ont été inventoriées, 40 plantes ont été observées. Parmi celles-ci, quatre seulement sont rampantes. On relève 24 espèces anémochores seulement et 12 espèces zoochores. De nouvelles apparaissent par rapport aux stades précédents⁸ mais, conformément à ce qui a été vu précédemment, leur apparition semble avant tout liée à un sous-échantillonnage des premiers stades de colonisation. A ce stade, on ne relève pas de présence d'espèces caractéristiques de sous-bois.

c. Classe 5-20 ans

Un ensemble de 67 espèces ont été relevées dans les bois âgés de 5 à 20 ans, où la pression d'échantillonnage a été maximale (88 placettes relevées). A l'exception de 12 espèces⁹ dont l'absence dans les catégories précédentes relève à nouveau très probablement d'un sous-échantillonnage des classes les plus jeunes, on voit apparaître des espèces typiques colonisatrices de sous-bois (*Aphloia theiformis*, *Casuarina cunninghamiana*, *Claoxylon glandulosum*, *Clematis mauritiana*, *Cyathea*

⁸ *Cyperus halpan*, *Digitalis purpurea*, *Erigeron karwinskianus*, *Eragrostis pilosa*, *Montanoa hibiscifolia*, *Holcus lanatus*, *Juncus tenuis*, *Oxalis latifolia*, *Paspalum dilatatum*, *Paspalum fluitans*, *Pelargonium asperum*, *Philippia montana*, *Rumex acetosella*, *Rumex crispus*, *Solanum nigrum*, *Solanum torvum* et *Ulex europaeus*.

⁹ *Achiranthos indicus*, *Anthoxanthum odoratum*, *Carex panicea*, *Casuarina cunninghamiana*, *Cyperus cuspidatus*, *Ipomoea purpurata*, *Sysirinchium micranthum*, *Juncus effusus*, *Justissia gendarussa*, *Litsea glutinosa*, *Sechium edule*, *Stenotaphrum dimidiatum*.

borbonica, *Cyathea excelsa*, *Hedychium gardnerianum*, *Hypericum lanceolatum*, *Lonicera confusa*, *Nuxia verticillata*, *Pittosporum senacia*, *Psidium cattleianum* et *Rubus apetalus*).

d. *Classes d'âge supérieur à 20 ans*

Dans la classe 20-48 ans pour laquelle 82 espèces ont été observées, en relation également avec une forte pression d'échantillonnage (75 placettes étudiées), seuls apparaissent comme espèces nouvelles : *Begonia cucullata* (1 placette), un *Carex* non déterminé (6), *Colocasia esculenta* (1), *Cryptomeria japonica* (6), un *Desmodium* non déterminé (2), *Geranium molle* (2), deux graminées indéterminées (6, 4 et 3), *Kalankoe laxiflora* (5), *Malvastrum coromandelianum* (3), *Monimia rotundifolia* (2), *Olea lancea* (1), *Oplismenus hirtellus* (1), *Passiflora ligularis* (2), *Phyllanthus phillyreifolius* (1), *Schinus terebenthifolius* (1), *Sida acuta* (1), *Smilax anceps* (1) et *Zanthedeschia aethiopicum* (1). Ce sont des espèces non héliophiles à l'exception de *M. coromandelianum*, *O. lancea*, *S. terebenthifolius* et *S. acuta*.

Dans la classe de plus de 48 ans enfin, qui est représentée par 16 placettes étudiées, apparaissent *A. dealbata* (1 placette), *Antirhea borbonica* (1), *Commelina diffusa* (1), *Doratoxylon apetalum* (1), deux espèces indéterminées (1), *Liparis flavescens* (2) et *Ocotea obtusata* (1). Parmi ces espèces, quatre sont indigènes et deux sont exotiques. Il n'y a que 26 espèces en commun aux deux classes d'âge les plus élevées. A l'inverse, 56 des espèces présentes dans les bois d'âge compris entre 20 et 48 ans n'ont pas été retrouvées dans les bois plus âgés. Compte tenu du caractère diachronique des observations et de la différence de taille des échantillons pour chacune des deux classes d'âge, il n'est cependant pas possible de conclure si cette différence floristique majeure est imputable au vieillissement des bois.

e. *Pourquoi certaines espèces apparaissent-elles particulièrement persistantes au sein de la succession ?*

Les espèces les plus fréquentes dans les friches à *A. mearnsii* sont : *Lantana camara* (72.4 %), *Pteridium aquilinum* (46.2 %), *Solanum auriculatum* (40.7 %) et *Sporobolus indicus* (31.7 %) et *Oxalis corniculata* (23.6 %). Des éléments d'explication d'une telle persistance au sein de la succession de végétation peuvent être proposés.

L. camara est la plante la plus fréquente dans les friches à *A. mearnsii* et est présente dans toutes les classes d'âge, y compris dans les bois les plus âgés. La plasticité de cette espèce, qui a un port généralement buissonnant mais peut prendre un aspect lianescent lorsque le couvert se ferme, est frappante. Cette plante pérenne s'établit à la faveur de perturbations (Gentle et Duggin, 1997), et notamment d'une augmentation de l'éclairement (Duggin et Gentle, 1998). On pourrait *a priori* supposer que cette espèce vigoureuse est en mesure de supplanter *A. mearnsii*, ce qui expliquerait la présence de parcelles entièrement composées de *L. camara*. Cependant, il paraît plus vraisemblable que ces configurations découlent de la naturalisation plus ancienne de *L. camara*, datée du milieu du 19^{ème} siècle (Lavergne, 1978). Les friches actuelles à *L. camara* dériveraient alors de cycles de cultures plus anciens que ceux du géranium. De fait, on les observe surtout à basse altitude ou dans des fonds de vallée correspondant aux premiers fronts de défrichement.

La relative indifférence de l'arbuste *S. auriculatum* vis-à-vis de la lumière lui permet de se maintenir après fermeture du couvert. L'espèce reste néanmoins peu abondante, la classe de densité ne dépassant jamais la valeur 1. Il en est de même de *Oxalis corniculata*, herbacée vivace qui présente une grande plasticité foliaire mais reste cependant très peu abondante au sein des relevés. De même, *Sporobolus indicus* est une herbacée pérenne en touffes dont l'aspect est très variable.

Enfin, *Pteridium aquilinum* est une espèce vivace qui apparaît sur les relevés plutôt à des étapes transitoires (principalement la deuxième année suivant l'abandon de la culture), mais qui peut se maintenir de manière peu abondante à des stades ultérieurs. Il s'agit en effet d'une espèce qui subsiste

à l'état de rhizomes après fermeture des peuplements forestiers mais réapparaît massivement dès lors que ces peuplements sont supprimés (Dolling, 1999). Sur de tels sites, la présence de *P. aquilinum* tend à se maintenir au détriment de l'enrichissement des banques de semences en d'autres espèces (Pakeman et Hay, 1997).

2.5. Colonisation des sous-bois par des plantes indigènes

a. Des espèces anémochores ou ornithochores

Si l'on ne tient pas compte de *Pteridium aquilinum* (voir plus haut), on relève 18 espèces indigènes dans les sous-bois d'acacias. Globalement, les espèces anémochores prédominent (63.8 %) sur les ornithochores (35.2 %). Au sein des 51 placettes colonisées par des plantes indigènes, le groupement en classes d'âge explique 15.3 % de la variabilité de la richesse en espèces indigènes ornithochores ($F = 2.827$; $p = 0.049$). Les deux espèces indigènes les plus courantes en sous-bois d'acacia sont *Hypericum lanceolatum* et *Philippia montana*, espèces pionnières anémochores. Les fruits de *H. lanceolatum* sont des capsules légèrement pyramidales contenant de très nombreuses graines fuselées, de 1 à 1.5 mm. *Philippia montana* est une éricacée arbustive hermaphrodite apparentée à l'espèce malgache *P. floribunda*, dont les graines nombreuses sont situées dans des loges à l'intérieur de petites capsules de 1.5 à 2 mm de diamètre. Très fructifères, ces espèces pionnières colonisent aisément les perturbations. Moins fréquentes, *Cyathea borbonica* et *C. excelsa* sont deux espèces post-pionnières anémochore colonisant les peuplements peu fermés. On note l'absence de *Agauria salicifolia*, colonisatrice anémochore très commune sur terrains nus exposés à la lumière, fréquemment rencontrée sur les coulées de lave récentes (Chevennement, 1990), ainsi que de *Nuxia verticillata*, également pionnière anémochore mais dont il est semblerait que des associations symbiotiques ne se manifestent qu'au sein des formations forestières indigènes (Schmitt, comm. pers.).

Claoxylon glandulosum, nommé Gros bois d'oiseau en créole, est une espèce ornithochore produisant des fruits globuleux longs de 2 à 3 mm et comprenant 2 à 3 lobes déhiscent. Les graines de couleur brun noirâtre sont couvertes d'un arille orange vif. *Aphloia theiformis* produit des baies globuleuses de 6-8 mm de long sur 4-6 mm de diamètre, et fait partie de la végétation pionnière sur laves et de la végétation arbustive secondaire (Bossier *et al.*, 1980). Ces semences très voyantes sont consommées par le Merle de Bourbon (*Hypsipetes borbonicus*), qui peut absorber des fruits d'environ 10 mm de diamètre (Strasberg, 1994). *Monimia rotundifolia* et *Pittosporum senecia* produisent des fruits charnus de couleur orangée brillante également très visibles. Des essais réalisés avec des oiseaux maintenus en cage, non présentés ici, ont montré que *M. rotundifolia* est consommée par le Bulbul orphée, de la même famille mais plus petit que le Merle de Bourbon, et que la germination en est facilitée. On observe, pour l'ensemble des espèces indigènes à dispersion ornithochore, une fréquence plus élevée des espèces à petits fruits par rapport à celles à gros fruits (Figure 3.32).

b. Effets de la structure du bois

L'éloignement à la lisière apparaît comme un facteur majeur de richesse du sous-bois en espèces indigènes. Le peuplement agit comme une barrière mécanique à la dispersion des semences. De même, la lisière apparaît peu propice à la colonisation des plantes indigènes. Tout en tenant compte du fait que les placettes très éloignées de la lisière sont moins représentées dans l'échantillon que les placettes les plus proches, on observe néanmoins que les semences d'espèces indigènes anémochores pénètrent davantage le sous-bois que les semences d'espèces indigènes ornithochores (Figure 3.33). La courbe représentant la variation du nombre de placettes colonisées apparaît plus infléchiée pour les espèces ornithochores que pour les espèces anémochores. Pour les premières se manifeste l'effet d'un seuil d'éloignement à la lisière au-delà duquel l'ensemencement par les oiseaux chute brutalement.

Figure 3.32. Nombre de placettes colonisées par des plantes indigènes selon la taille des fruits produits.

Les espèces à gros fruits colonisent moins les sous-bois d'acacias que les espèces à petits fruits.

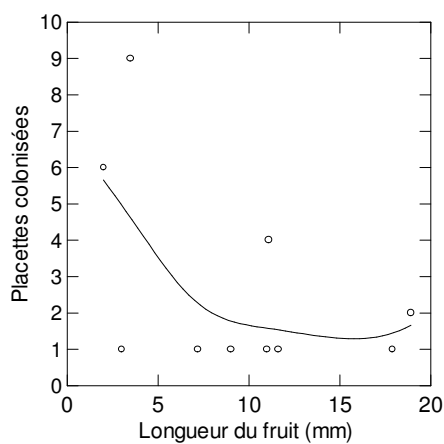


Figure 3.33. Evolution du nombre de placettes colonisées par des espèces indigènes anémochores ou ornithochores en fonction de l'éloignement à la lisière.

Est également représentée l'évolution du nombre de placettes étudiées avec l'éloignement à la lisière, de manière à tenir compte du fait que les bois les plus larges sont moins nombreux et donc sous-échantillonnés par rapport aux bois les moins larges.

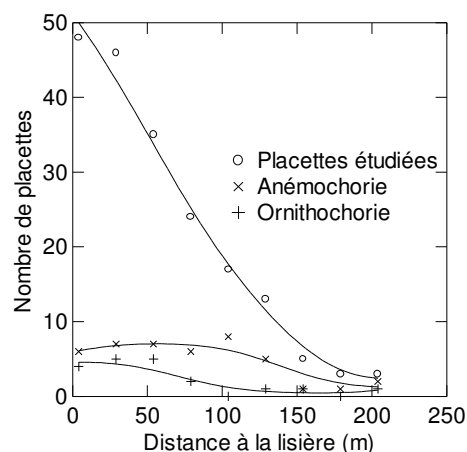


Figure 3.34. Relation entre l'indice de structure verticale Is_1 du peuplement et le nombre d'espèces indigènes présentes.

Les peuplements à fort indice de structure verticale, qui sont aussi les plus fermés, abritent moins d'espèces indigènes que les autres.

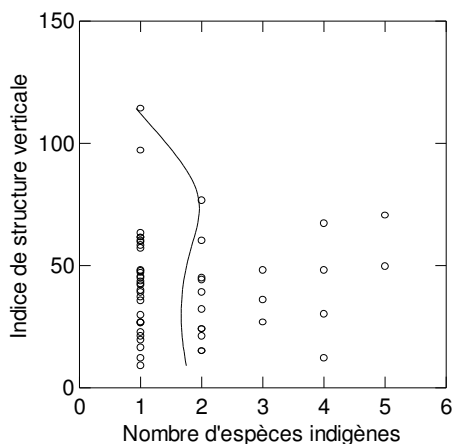
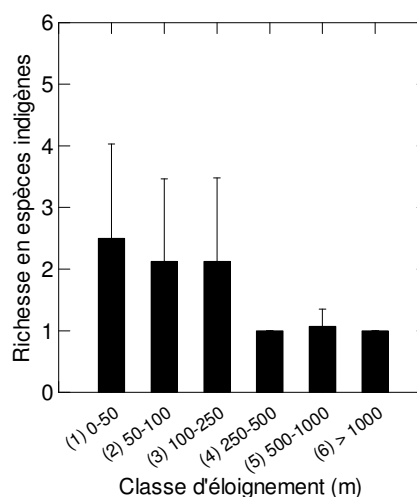


Figure 3.35. Variation de la richesse des placettes en espèces indigènes avec l'éloignement à la formation végétale primaire la plus proche.

On observe un décrochement au-delà de la classe 100-250 m.



S'agissant de la structure verticale des bois d'acacias, les peuplements fermés apparaissent moins colonisés. Deux indices de structure des peuplements ont été calculés : $Is_1 = \sum Cv_i$ et $Is_2 = 0.5 Cv_{0-0.5} + 0.5 Cv_{0.5-1} + Cv_{1-2} + 2 Cv_{2-4} + 4 Cv_{4-8} + 8 Cv_{8-16} + 16 Cv_{16-32}$. Ces deux indices étant très fortement corrélés ($r = 0.997$, $p < 0.001$), nous avons utilisé Is_1 , plus commode d'emploi. La moitié supérieure du graphique représentant le nombre d'espèces indigènes en fonction de la structure verticale du bois est à peu près vide de points (*Figure 3.34*). Les peuplements les plus fermés ne sont pratiquement pas colonisés par la végétation indigène.

Cela laisse penser que sur une île jeune comme La Réunion, les espèces post-pionnières capables de coloniser des sous-bois fermés font défaut (Rameau, comm. pers.). Mais cela peut également signifier que les espèces indigènes présentes dans les bois d'acacias moins âgés disparaissent avec le vieillissement de ces derniers.

c. Effets de structure des paysages

Si l'on s'intéresse aux placettes colonisées par une ou plusieurs espèces végétales indigènes, on observe que la richesse correspondante décroît avec l'éloignement à la formation primaire la plus proche (*Figure 3.35*). Le test de Kruskal-Wallis atteste d'une différence significative mais toutefois peu sensible ($T = 5.598$, $p = 0.05$) au sein des trois classes suivantes : moins de 50 m, entre 50 et 100 m, et plus de 100 m.

Il faut tenir compte du fait que l'échantillon de 51 placettes ainsi colonisées par des plantes indigènes restant faible, ces résultats intéressants sont à considérer toutefois avec prudence.

d. Effet de l'âge

Le vieillissement des bois s'accompagne globalement d'un renforcement de la structure verticale (*Figures 3.36 - 3.37*). De ce point de vue, la richesse en espèces indigènes est faible pour les peuplements les plus fermés, comme on vient de le voir plus haut.

Les richesses en espèces indigènes ornithochores et anémochores présentent des patrons différents d'évolution avec l'âge. Les espèces ornithochores, apparaissent dans des classes d'âge supérieures à celles des espèces anémochores, traduisant une succession dans le sens anémochorie → ornithochorie (*Figure 3.38*). La courbe de richesse en espèces indigènes ornithochores en fonction de l'âge présente une pente d'abord positive, qui traduit l'effet du développement d'arbres ou d'arbustes perchoirs sur l'apparition d'espèces ornithochores.

Figure 3.36. Profil de stratification des peuplements par classe d'âge.

L'axe des ordonnées représente les différentes strates de végétation. L'axe des abscisses représente les classes de projection sur un plan horizontal des différentes strates (lissage DWLS, puissance 0.9).

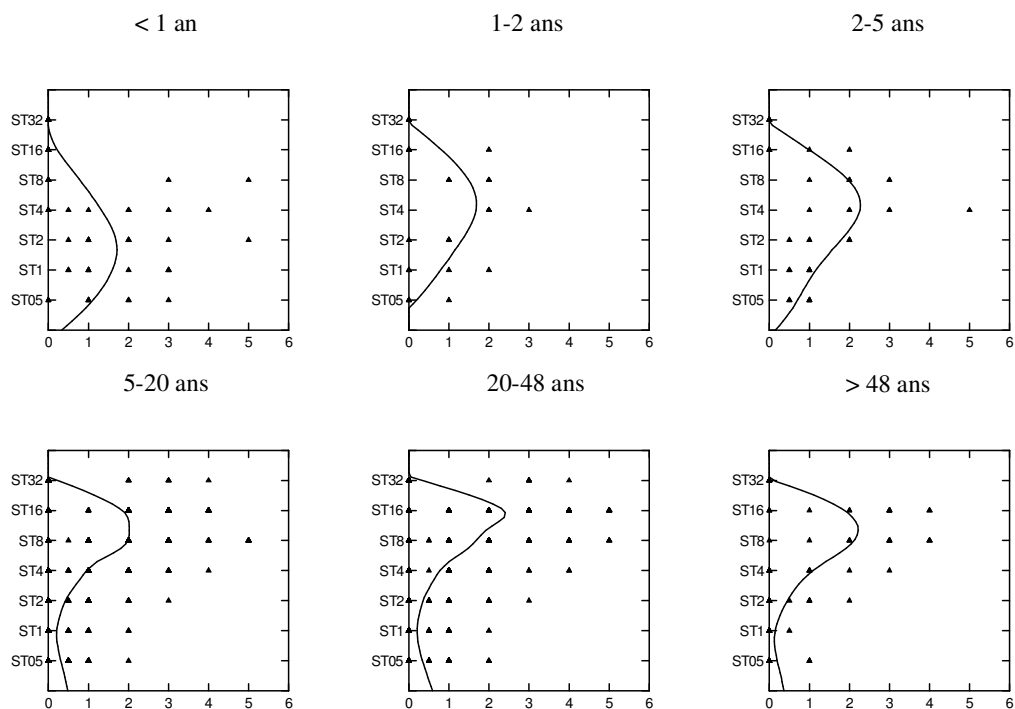


Figure 3.37. Evolution de l'indice de structure verticale avec la classe d'âge du bois d'acacia.

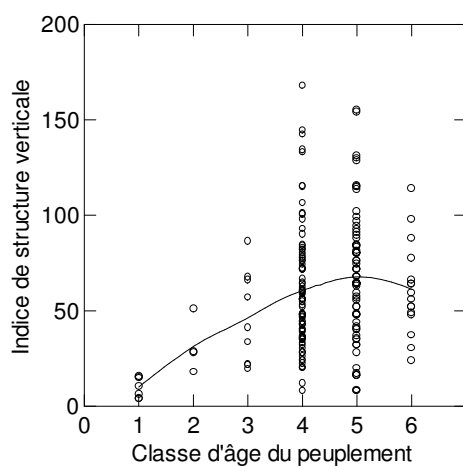
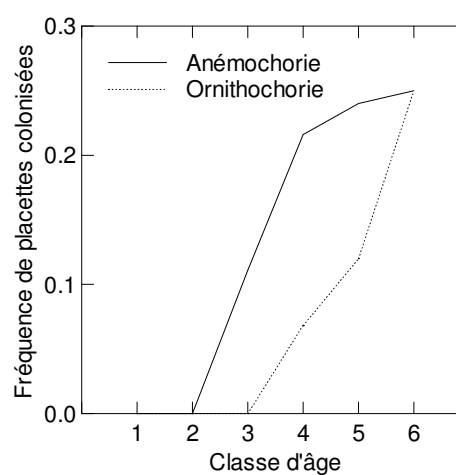


Figure 3.38. Evolution de la fréquence de placettes colonisées par les plantes indigènes avec le vieillissement du peuplement.



2.6. Analyse de la variabilité des assemblages floristiques au sein des friches colonisées

a. Une forte variabilité des assemblages floristiques avec l'altitude

L'effet de l'altitude sur la variabilité des assemblages floristiques au sein des friches colonisées par *A. mearnsii*, a été étudié à partir de huit classes d'altitude : 1 (800-900 m), 2 (900-1000 m), 3 (1000-1100 m), 4 (1100-1200 m), 5 (1200-1300 m), 6 (1300-1400 m), 7 (1400-1500 m), 8 (1500 m et plus). L'analyse inter-classes après AFC du tableau réduit aux 52 espèces les plus fréquentes montre que 9.0 % ($p = 10^{-5}$) de la variabilité des relevés s'explique par la séparation par classes d'altitude (Figure 3.39). Cette valeur doit être néanmoins considérée à la lueur du découpage assez fin retenu, de 100 m en 100 m d'altitude¹⁰.

Une typologie d'espèces peut être recherchée pour les classes d'altitude 3, 4 et 5 (1000-1300 m) d'une part, 6, 7 et 8 (1300 m et plus) d'autre part. Les classes 1 et 2 (800-1000 m) sont laissées de côté car elles portent sur des échantillons trop faibles pour faire l'objet d'une typologie. C'est d'ailleurs sans doute par la rareté relative des espèces en présence entre 800 et 1000 m par rapport à l'ensemble de l'échantillon que sur le plan factoriel 1-2 de l'AFC, la classe 1 se distingue aussi nettement des autres sur la figure 3.39.

L'analyse hiérarchique permet de distinguer clairement jusqu'à 6 groupes floristiques au sein des 32 espèces rencontrées au moins cinq fois au sein de l'étage 1000-1300 m. L'inertie inter-groupes représente alors 78.1 % de l'inertie totale. La typologie se présente comme suit :

- G₁₋₁: sept espèces de friches sur sols frais, adventices des cultures (*Commelina diffusa*, *Erigeron karwinskianus*, *Ipomoea purpurea*, *Juncus tenuis*, *Oxalis latifolia*, *Paspalum dilatatum*, *Sporobolus pyramidalis*) ;
- G₁₋₂: six espèces de milieux forestiers fermés et frais (*Duchesna indica*, *Hedychium gardnerianum*, *Hypericum lanceolatum*, *Montanoa hibiscifolia*, *Rubus rosifolius*, *Solanum auriculatum*) ;
- G₁₋₃: cinq espèces de milieux forestiers ouverts (*Cryptomeria japonica*, *Paspalum fluitans*, *Pteridium aquilinum*, *Rubus alceifolius*, sp05 = graminée indéterminée) ;
- G₁₋₄: cinq espèces plutôt prairiales (*Ageratum conizoides*, *Eragrostis tenuifolia*, *Digitaria radicata*, *Hypochaeris radicata*, *Pennisetum purpureum*) ;
- G₁₋₅: trois espèces de milieux forestiers fermés et secs (*Lantana camara*, *Passiflora edulis*, sp01 = ptéridophyte indéterminée) ;
- G₁₋₆: six espèces de milieu ouvert sur sol sec, adventices des cultures (*Bidens pilosa*, *Conyza sumatrensis*, *Oxalis corniculata*, *Pennisetum clandestinum*, *Plantago lanceolata*, *Verbena bonariensis*).

Deux trajectoires sont envisageables au sein des groupes selon que les sols soient frais ou secs : le passage du groupe G₁₋₆ au groupe G₁₋₃, puis au groupe G₁₋₅ par fermeture progressive du peuplement dans des milieux plutôt secs ; et l'évolution des groupes G₁₋₁ et G₁₋₄ vers le groupe G₁₋₂ par fermeture du peuplement dans des milieux plutôt frais.

¹⁰ Un découpage en 4 classes seulement (800-1000 m, 1000-1200 m, 1200-1400 m, 1400 m et plus) n'explique plus que 6.0 % de la variabilité des relevés.

Figure 3.39. Représentation sur le plan factoriel 1-2 de l'AFC des relevés de végétation groupés par classe d'altitude pour les 52 espèces les plus fréquentes notées en présence-absence.
Les cercles représentant les classes sont situés au barycentre des placettes correspondant à la classe d'âge correspondante.

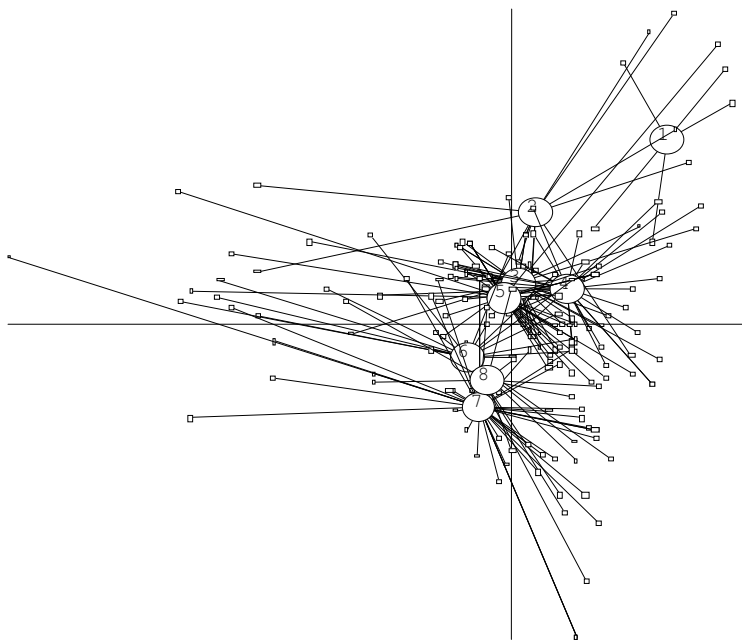


Figure 3.40. Effet de l'altitude sur la composition floristique des friches colonisées par *A. mearnsii*.

L'importance de l'effet de l'altitude est représenté par la longueur des flèches qui lient les positions des placettes dans l'AFC (pointe des flèches) à celles de l'analyse inter-classes éliminant l'effet de l'altitude (départ des flèches). L'effet de l'altitude s'accroît avec l'éloignement à l'origine, pour laquelle cet effet est nul. Les espèces les plus indifférentes à l'altitude dans la gamme considérée se situent donc à proximité de l'origine (ex : *Rubus rosifolius*, *Lantana camara*, *Solanum auriculatum*...).

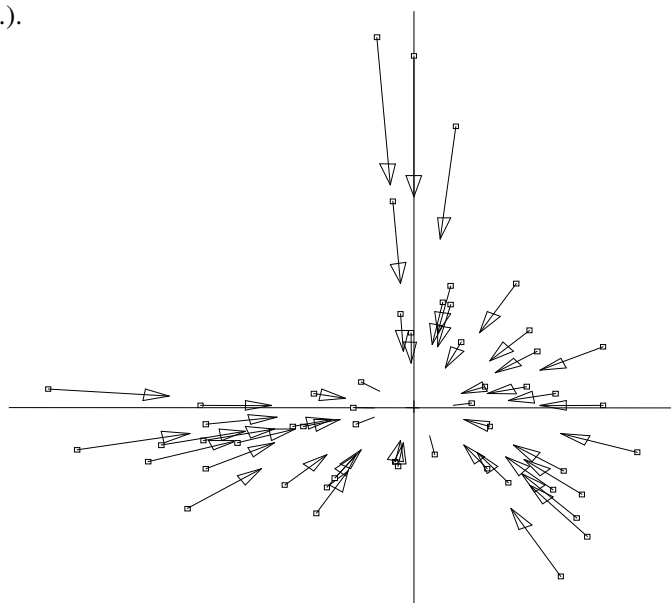
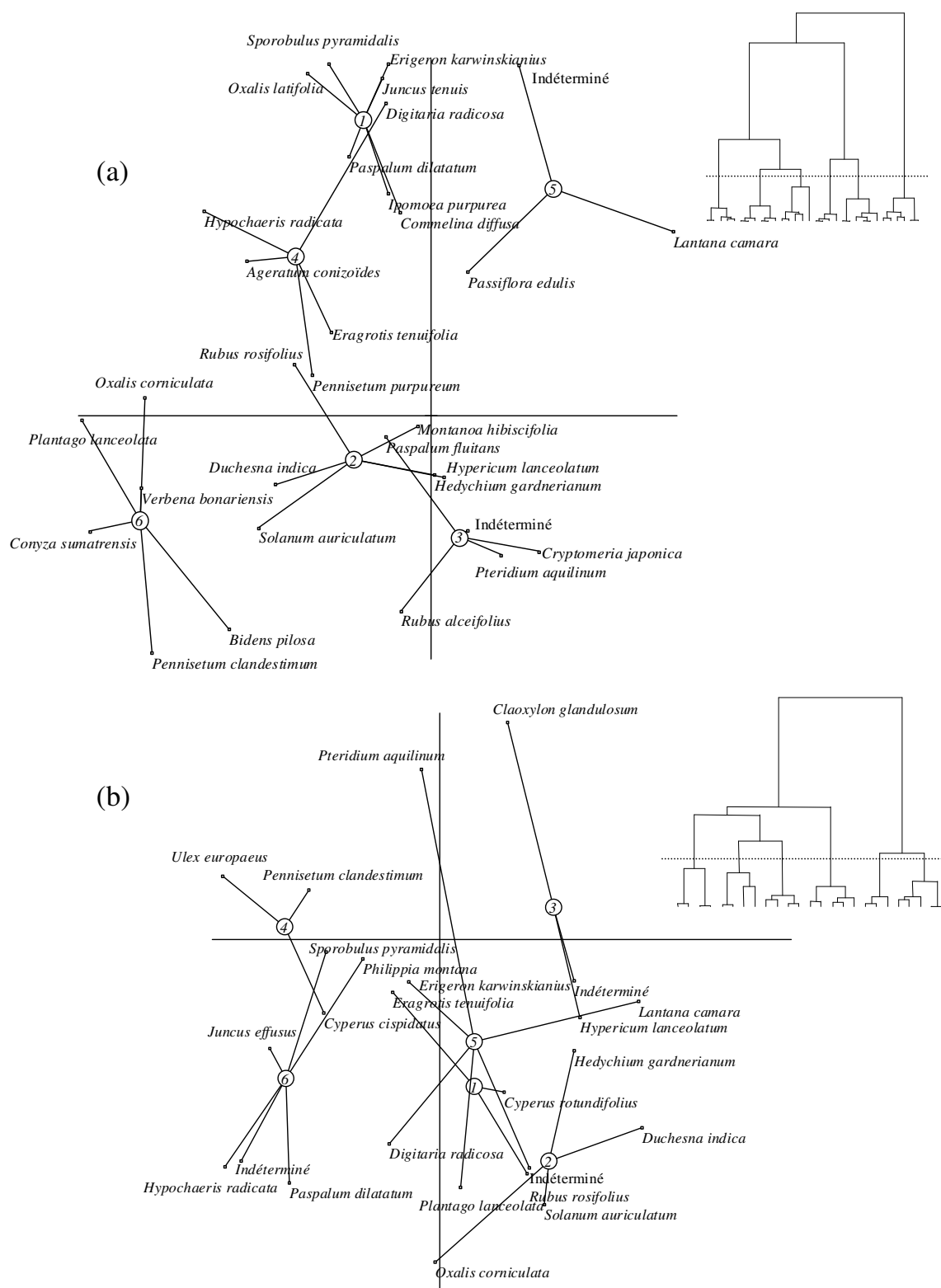


Figure 3.41. Représentation des groupes floristiques sur le plan factoriel principal de l'ACP pour les espèces rencontrées au moins 5 fois (a) entre 1000 et 1300 m, (b) au-dessus de 1300 m., ainsi que des dendrogrammes des distances entre espèces après l'ACP.



L'analyse hiérarchique permet également de distinguer 6 groupes au sein des 25 espèces de fréquence au moins égale à 5, rencontrées au-dessus de 1300 m. La variance inter-groupes représente 58.5 % de l'inertie totale.

- G₂₋₁: trois espèces de milieux forestiers sur sols humides (*Cyperus rotundifolius*, *Eragrostis tenuifolia*, *Rubus rosifolius*) ;
- G₂₋₂: quatre espèces de milieux forestiers sur sols frais (*Duchesna indica*, *Hedychium gardnerianum*, *Oxalis corniculata*, *Solanum auriculatum*) ;
- G₂₋₃: trois espèces forestières sur sols frais (*Claoxylon glandulosum*, *Hypericum lanceolatum*, sp06 = ptéridophyte indéterminée) ;
- G₂₋₄: trois espèces de milieux ouverts sur sols frais (*Cyperus cuspidatus*, *Pennisetum clandestinum*, *Ulex europaeus*) ;
- G₂₋₅: six espèces de milieux semi-ouverts sur sols plutôt secs, parfois post-agricoles (*Digitaria radicata*, *Erigeron karwinskianus*, *Lantana camara*, *Plantago lanceolata*, *Pteridium aquilinum*, sp04 = graminée indéterminée) ;
- G₂₋₆: six espèces de landes (*Hypochaeris radicata*, *Juncus effusus*, *Philippia montana*, sp07 = graminée indéterminée, *Sporobolus pyramidilis*).

A nouveau, deux types de trajectoires sont envisageables selon les types de sols en place : l'évolution du groupe 4 vers le groupe 2 par fermeture progressive du milieu sur sols frais, puis vers le groupe 3 par développement d'espèces indigènes ; et l'évolution du groupe 6 vers le groupe 1 par fermeture du milieu sur sols frais.

b. Effet du vieillissement des bois d'acacias

La richesse spécifique moyenne des placettes est de 6.1 ± 3.1 espèces pour l'ensemble des placettes. L'indice de Shannon et la richesse spécifique sont fortement corrélés ($r = 0.95$, $p < 0.000$). Les bois d'âge A₄ (5-20 ans) ou A₅ (20-48 ans) sont ceux qui abritent globalement le plus d'espèces en richesse cumulée, en raison de la pression d'échantillonnage qui s'y rattache (respectivement 88 et 75 placettes). Mais la richesse moyenne des classes A₄ (5-20 ans) et A₅ (20-48 ans) reste moins élevée que pour les bois appartenant aux classes d'âge A₁ (< 1 an), A₂ (1-2 ans) et A₃ (2-5 ans) (Tableau 3.12). L'âge exprimé en classes explique 14.2 % ($F = 6.392$; $p < 0.001$) de la variabilité de la richesse spécifique totale des sous-bois. Cette valeur, qui n'atteint que 4.3 % pour les espèces indigènes ($F = 0.208$; $p = 0.043$), s'élève à 18.5 % pour les exotiques ($F = 8.757$; $p < 0.001$). La richesse de la flore apparaît donc plus directement liée à l'âge du bois pour les espèces exotiques que pour les indigènes.

L'écart moyen des courbes de richesse cumulée (Figure 3.42) pour les classes d'âge A₄ (5-20 ans) et A₅ (20-48 ans)¹¹ est de 10.9 espèces ($t = 19.413$; $p < 0.001$), mais la richesse floristique moyenne ne diffère pas entre les deux classes ($F = 0.093$; $p = 0.760$).

Tableau 3.12. Variation de la richesse moyenne et de la richesse cumulée selon l'âge des bois.

Age	A ₁	A ₂	A ₃	A ₄	A ₅	A ₆	Tous âges
Richesse moyenne	7.9	9.1	10.7	5.8	5.6	6.0	6.1
Richesse cumulée	17	24	40	70	82	36	108

¹¹ Les autres classes d'âge correspondent à des échantillons trop réduits pour donner lieu à ce type de représentation.

Figure 3.42. Courbes de richesse cumulée des plantes en fonction de l'âge des bois.
Seules ont été représentées les classes d'âge 20-48 ans, et 5-20 ans.

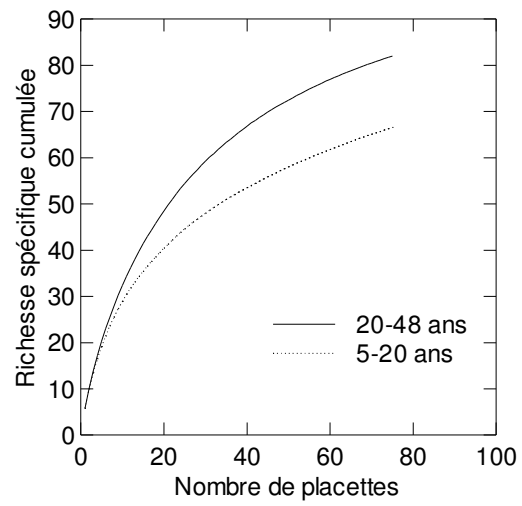
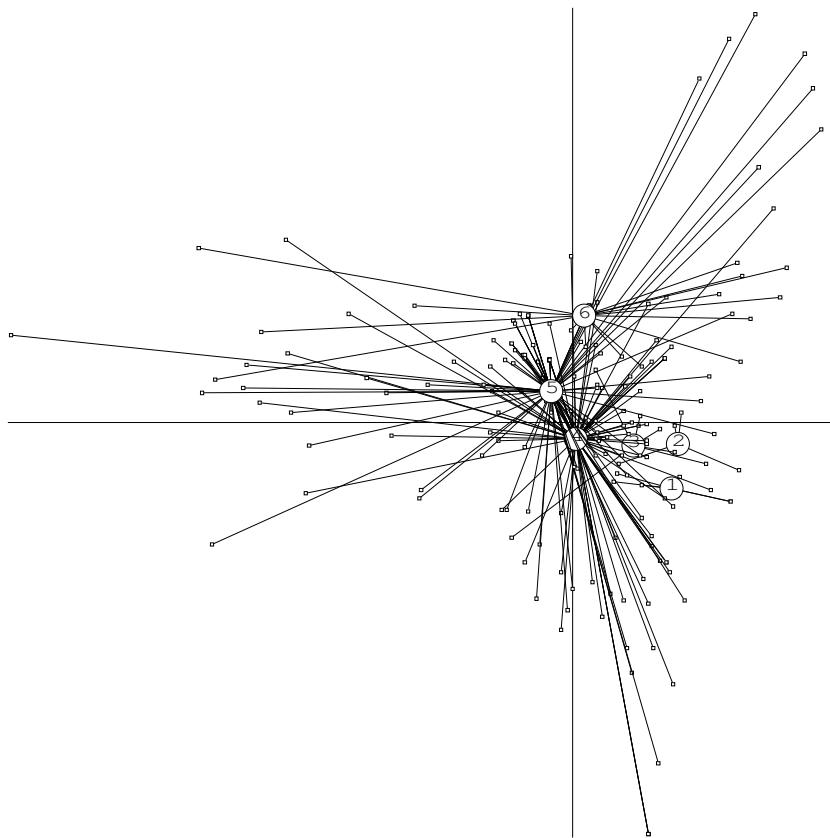


Figure 3.43. Représentation sur le plan factoriel principal de l'AFC des relevés floristiques pour les 52 espèces les plus fréquentes notées en présence-absence et selon la classe d'âge du bois.



2.7. Quels sont les principaux facteurs du milieu qui en déterminent la variabilité de la composition floristique des sous-bois d'acacias ?

a. Relations entre variabilité floristique et variabilité mésologique

Cette partie vise à mettre en relation la variabilité du tableau floristique avec la variabilité du tableau mésologique. Ne sont prises en compte que les 52 espèces rencontrées au moins 5 fois. L'ACPVI est préférée à l'AFCVI dans la mesure où l'ACP n'impose pas la double contrainte de l'AFC dans l'ordination des données sur les différents facteurs, et parce que l'on ne s'intéresse pas particulièrement à la variabilité des profils de flore. Les 6 premiers facteurs de l'ACP normée regroupent 33.0 % de l'inertie du tableau floristique (7.3 % pour le premier et 6.7 % pour le second). Les deux premiers axes de l'ACP normée du tableau mésologique rassemblent 37.4% de la variance des variables de milieu. Le test de permutation indique que le lien entre la variabilité du tableau mésologique à l'égard du tableau floristique est très hautement significatif ($p < 10^{-6}$). L'inertie de l'ACPVI est de 8.70, soit 16.7 % de l'inertie totale du tableau floristique ainsi « expliquée » par les variables de milieu. Les rapports des valeurs propres de l'ACP et de l'ACPVI sont respectivement de 0.59, 0.49 et 0.39 pour les trois premiers facteurs successifs.

b. Importance relative des variables mésologiques étudiées

Sur le plan factoriel 1-2 de l'ACPVI associant le tableau floristique en présence-absence et le tableau des variables de milieu, le premier axe est sous-tendu par l'altitude et la pluviométrie d'une part (variables de sites) et l'importance des strates basses ST₁ et ST₄ d'autre part (variables de stations). Le second axe est également lié à l'altitude et la pluviométrie, mais également à l'âge (variable de peuplement) et l'humus (variable de station) (*Figures 3.44 et 3.45*). Les corrélations des variables avec les axes sont d'autant plus élevées que les pointes des flèches correspondantes se rapprochent du cercle de corrélation. Les corrélations entre scores de synthèse et variables normalisées permettent d'identifier les variables les plus explicatives sur les premiers facteurs de l'ACPVI.

On remarque que l'effet de la lisière, important pour les espèces indigènes comme on l'a vu plus haut, disparaît lorsque l'on s'intéresse aux 52 espèces les plus fréquentes dans les relevés. Ainsi, sur l'ensemble des placettes, la richesse spécifique ne décroît que légèrement en fonction de l'éloignement à la lisière et de manière non significative ($r = -0.120$, $p = 0.091$). Sur l'ensemble des placettes, il n'y a pas d'effet lisière au-delà de 10 m ($t = 1.06$, $p = 0.292$), ni même au-delà de 5 m ($t = 1.63$, $p = 0.106$). Il n'y a pas non plus manifestation d'un effet de lisière pour les bois d'âge A₅ et A₆ ($t = 1.513$, $p = 0.140$) ou pour les bois plus jeunes ($t = 0.691$, $p = 0.492$).

c. Un gradient lié à l'activité biologique des sols ?

On observe que 14.1 % de la variance de la richesse spécifique totale peut s'expliquer par le type d'humus ($F = 7.966$; $p < 0.001$). Cette valeur passe à 15.1 % pour les exotiques ($F = 8.594$; $p < 0.001$) et 4.6 % seulement pour les indigènes ($F = 2.364$; $p = 0.054$). C'est le passage du stade eumull aux stades suivants, liés à l'accumulation de litière, qui est le plus à l'origine de cette variabilité : la richesse spécifique totale des placettes à eumull est de 7.5 ± 0.3 espèces en moyenne alors que pour les autres types d'humus, cette richesse devient en moyenne égale à 5.1 ± 0.3 espèces ($F = 31.368$; $p < 0.001$). Ceci est à mettre en relation avec l'accumulation d'une litière de plus en plus épaisse et inerte avec le vieillissement des peuplements. L'effet de la litière sur la composition floristique de la végétation des sous-bois apparaît sous deux angles possibles : (1) le développement d'une barrière physique qui s'épaissit avec l'âge et diminue l'arrivée de lumière et le réchauffement des horizons supérieurs du sol ; (2) la régression de l'activité biologique en relation notamment avec la forte présence de tannins dans la litière.

Figure 3.44. Représentation des corrélations entre scores de synthèse et variables normalisées sur le plan factoriel principal de l'ACPVI, les 52 espèces les plus fréquentes du tableau floristique ayant été notées en présence-absence.

Sur le tableau figurent les corrélations des variables de milieu avec les axes de l'ACPVI.

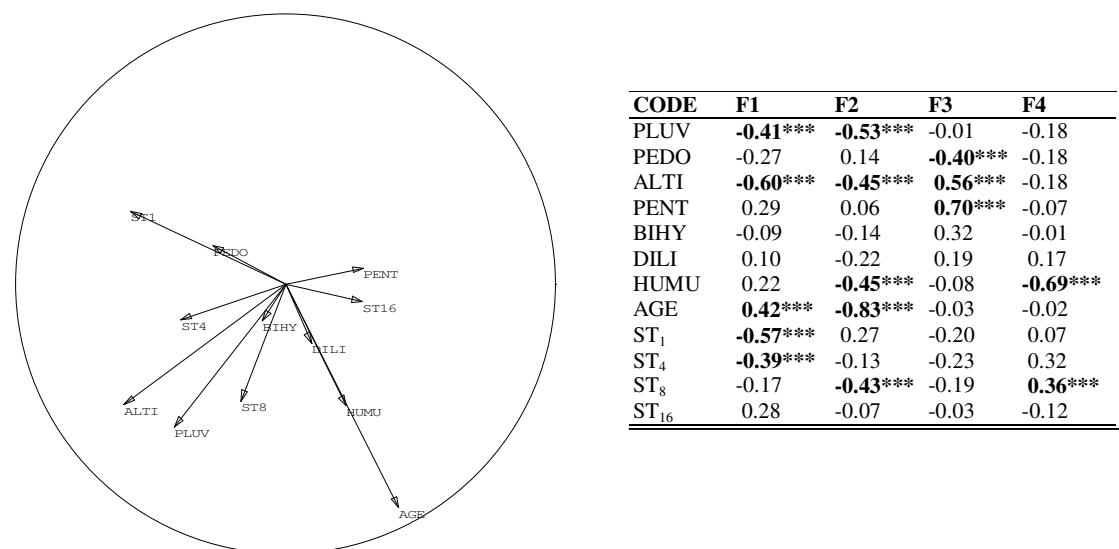
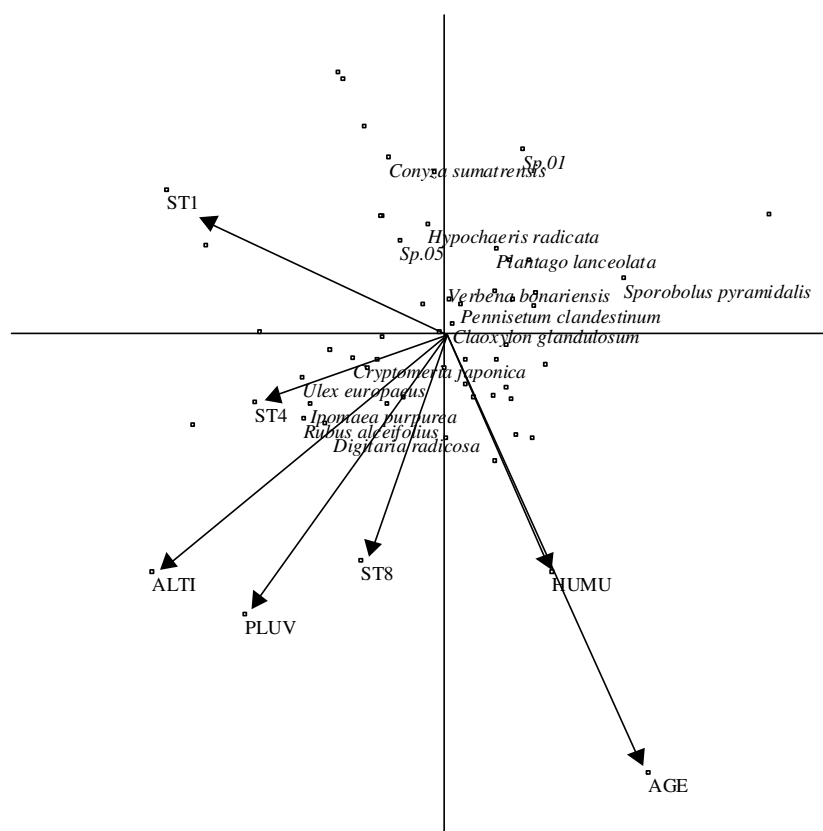


Figure 3.45. Représentation simultanée des variables de milieu et des espèces végétales les plus contributives aux axes sur le plan factoriel principal de l'ACPVI.



Pour les deux espèces indigènes les plus fréquentes, toutes deux pionnières (*Hypericum lanceolatum* et *Philippia montana*), respectivement 85.0 % et 85.7 % des placettes colonisées présentent un humus de type mull. De même, 81.4 % des placettes colonisées par des espèces anémochores ont un humus de type mull, contre 63.1 % pour les espèces ornithochores et 75.8 % pour l'ensemble des espèces.

Résumé – Partie III

L'impact de la colonisation des friches agricoles par *A. mearnsii* est mesuré en recourant à deux types de bio-indicateurs : l'avifaune au niveau des paysages et la flore au niveau des bois.

Pour le premier volet, 410 relevés d'avifaune réalisés le long d'un gradient altitudinal selon la méthode des I.P.A. (Indices Ponctuels d'Abondance) ont été couplés à des relevés des principales formes d'occupation des sols, en recourant alors à un S.I.G. (Système d'Information Géographique). En complément, quatre zones de 2 km x 2 km ont été systématiquement inventoriées selon un maillage de 250 m x 250 m de manière à faire varier le grain de l'analyse.

On observe que l'avifaune occupe le gradient altitudinal de manière fortement discontinue mais reste très marquée par l'altitude, les espèces les plus « hautes » ayant les amplitudes altitudinales les plus élevées. La richesse spécifique totale (espèces exotiques et indigènes confondues) prend des valeurs maximales dans la bande altitudinale affectée par l'invasion de *A. mearnsii*.

Cette avifaune apparaît peu affectée par l'invasion de *A. mearnsii* si l'on se place au niveau de l'ensemble de la côte sous le vent. L'altitude et la présence ou non de formations de bois de couleurs prédominant dans la composition des assemblages d'oiseaux. A l'échelle correspondante, on observe néanmoins que les espèces d'oiseaux sont en moyenne peu positionnées sur les bois d'acacias.

L'influence du milieu apparaît modifiée lorsque l'on se situe dans la frange altitudinale où la densité d'acacia dépasse 10 % de l'espace (soit entre 850 et 1600 m). L'AFCVI met à jour un gradient écologique représenté par la densité d'acacia qui lui est corrélée à 90 %. L'Hémipode, dont le positionnement moyen sur la variable « densité d'acacia » marque une affinité pour ce type milieu, est lui-même situé en bout de ce gradient. Davantage d'espèces voient leur variabilité mieux « expliquée » à cette échelle qu'à celle de l'ensemble du gradient altitudinal.

Au sein de zones de 2 km x 2 km, la variation du grain d'analyse montre que les espèces d'oiseaux présentent des gammes de réponse (et donc des sensibilités) différentes à la présence de l'acacia au fur et à mesure que l'on augmente le grain d'analyse. Le Merle de Bourbon, par exemple, « s'éloigne » de l'acacia lorsque le grain augmente. Le Busard de Maillard manifeste la tendance inverse. Le Tarier de la Réunion ne montre pas d'effet d'échelle.

Pour le deuxième volet, la flore a été inventoriée tous les 10 m d'altitude selon un gradient altitudinal complet, puis au sein de 199 placettes de 50 m² réparties dans 48 bois d'acacias.

Les résultats montrent que la distribution de la flore exotique naturalisée sur le versant sous le vent de l'île est également très liée à l'altitude. La richesse spécifique y est la plus élevée dans la bande 1300-1400 m, où *A. mearnsii* est lui-même très fréquent.

Sur les 108 espèces relevées dans des friches colonisées par l'acacia, 18 sont indigènes, dont 4 sont endémiques de La Réunion. L'espèce exotique la plus fréquente est *Lantana camara* (72.4 % des relevés). Les bois de moins de cinq ans présentent une richesse floristique globale (exotiques et indigènes) plus élevée que les bois plus âgés.

Cela n'est plus vrai pour les espèces indigènes. Les indigènes ornithochores succèdent aux indigènes anémochores. Les plantes indigènes ornithochores colonisent d'autant plus les sous-bois que la taille du fruit est faible, que l'éloignement à la lisière reste peu élevé, que le peuplement n'est pas trop fermé, et que l'éloignement à la formation végétale primaire la plus proche reste inférieur à 250 m.

Globalement, pour les 52 espèces relevées au moins 5 fois, les facteurs du milieu structurant le mieux la flore des friches à acacias sont l'altitude, la pluviométrie, l'âge du peuplement d'acacias, l'importance des strates inférieures et, dans une moindre mesure, le type d'humus dans l'horizon supérieur. Le type eumull correspond à la richesse la plus élevée.

DISCUSSION GENERALE

L'étude des invasions de plantes se situe à la croisée de l'écologie fondamentale et de l'écologie appliquée. L'ensemble du travail présenté dans cette thèse a pour objectif de proposer les résultats les plus objectifs possible utilisables dans des processus d'aide à la décision en matière de lutte contre l'extension de *Acacia mearnsii* dans les Hauts de La Réunion. La question principale posée en introduction de cette thèse était de préciser quels sont les mécanismes qui président à l'invasion des paysages agricoles par *A. mearnsii* à La Réunion, et quel en est l'impact. Il s'agissait de faire face à une faible standardisation des méthodes d'évaluation de l'impact des invasions (Parker *et al.*, 1999), et de contribuer à combler ce vide sur des milieux utilisés essentiellement par l'agriculture particulièrement hétérogènes et complexes.

Convaincu de la nécessité d'une approche systémique fondée sur la reconnaissance de la nature hiérarchique des processus invasifs, mettant en relation la plante, le milieu et son histoire (Hobbs et Humphries, 1995), nous référant aux apports théoriques exposés par Allen et Hoekstra (1992), nous avons envisagé la théorie de la hiérarchie comme un cadre épistémologique d'approche des invasions de plantes. Des protocoles d'observation reposant sur plusieurs niveaux d'organisation ont été définis pour étudier la variabilité des dynamiques de colonisation des paysages et la variabilité des assemblages d'espèces en situation d'invasion. Cela impliquait de définir des niveaux d'organisation spécifiques à l'étude des paysages et de prendre en compte la gestion de ces territoires selon une approche systémique intégrant les processus, les paysages, les activités et les acteurs. Des modèles généraux de distribution de la biodiversité et de l'invasion ont été élaborés à différents niveaux d'organisation depuis l'ensemble des paysages concernés en incluant les gradients altitudinaux jusqu'à la prise en compte des éléments relatifs à la germination. A chaque niveau d'organisation de l'invasion correspond un niveau d'organisation supérieur ayant valeur de contexte. Inversement, à chaque niveau d'organisation de l'invasion correspond un niveau d'organisation inférieur qui permet d'analyser les mécanismes en cause.

La démarche a été conçue pour être la moins contingente possible de la situation particulière des Hauts de La Réunion. Les méthodes déployées peuvent être utilisées dans des contextes différents, et être améliorées. La démarche d'ensemble conserve l'intérêt de faire surgir des propriétés de certains niveaux d'organisation qui n'apparaissent pas *a priori*. Rien, par exemple, n'invitait à identifier la variabilité de la taille des graines et de leur aptitude germinative en tant qu'élément d'une stratégie de colonisation si l'invasion n'avait pas été considérée comme un processus hiérarchique dès le départ. C'est sur la base d'un modèle hiérarchique que nous avons pensé à examiner si, au sein d'un même lot de graines, il n'existait pas différentes stratégies de germination.

En mettant à jour certains mécanismes de l'invasion, cette démarche permet de mieux cadrer une stratégie de lutte qui tienne au mieux compte de l'organisation hiérarchique de l'invasion. De même, c'est en respectant ce « dépouillement » systématique des niveaux d'organisation de la biodiversité qu'il a été possible de fournir aux décideurs un état de l'impact de l'invasion de *A. mearnsii* à l'égard de la biodiversité.

La discussion porte d'abord sur l'interprétation et la validité des résultats, puis sur la pertinence mais également les limites des méthodes utilisées. Elle débouche sur la traduction des résultats et de la démarche en cadre hiérarchique de lutte contre *A. mearnsii* à La Réunion.

1. SCHEMA D'ENSEMBLE DE L'ETUDE

1.1. Organisation générale de l'étude

Le travail fournit des éléments de diagnostic de l'invasion des paysages agricoles des Hauts de La Réunion par *Acacia mearnsii* qui ont été abordés selon différents niveaux d'organisation allant de l'ensemble de l'île de La Réunion à la graine. A chacun de ces niveaux, des résultats d'étude peuvent se décliner selon trois composantes : la dynamique de l'invasion, la structure des systèmes analysés, ainsi que leur composition (*Figure 4.1*).

La gamme étendue des niveaux d'organisation retenus dans cette étude découle :

- de la prise en considération de processus sous-jacents à l'invasion, qui en conditionnent la dynamique d'ensemble ;
- de l'organisation hiérarchique des systèmes écologiques au niveau desquels il s'agissait d'analyser l'impact de l'invasion sur la biodiversité.

L'étude se limite à analyser l'impact de l'invasion sur la structure et la composition des systèmes écologiques. Les modifications des cycles biogéochimiques, des régimes de perturbation (ex ; feux), des états de surface des sols ou des régimes hydriques, n'ont pas été abordés. C'est là un choix de départ, considérant que, par exemple, des travaux importants liés à l'effet de certaines plantes envahissantes sur la dynamique de l'azote dans le sol ont été réalisés (Vitousek et Walker, 1989). L'originalité de la thèse tient au fait d'étudier conjointement les processus d'invasion et les conséquences sur la biodiversité. Cela a imposé de se fixer des limites dans chacune de ces deux composantes de l'étude.

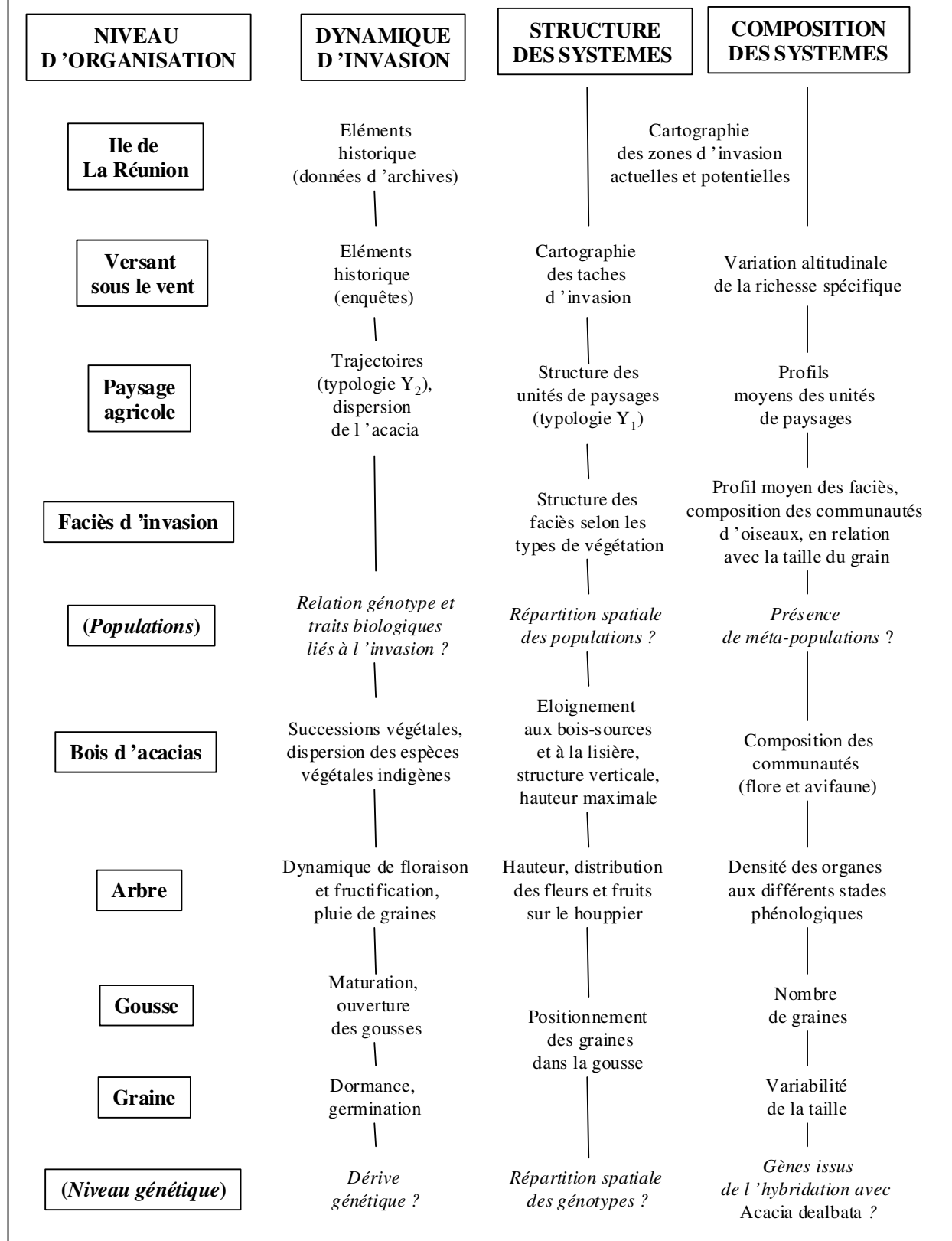
1.2. Intérêt d'une approche systémique

Nous avons vu en première partie que Parker *et al.* (1999) ont proposé d'évaluer l'impact d'un organisme envahissant en se situant à cinq niveaux : les processus écologiques au niveau des écosystèmes (ex : ressources, productivité primaire), la communauté (ex : richesse spécifique, structure trophique), la population (ex : abondance, accroissement), l'individu (ex : mortalité, croissance), le niveau génétique (ex : hybridation). Nous intéressant à la dynamique et à l'impact d'une invasion sur la biodiversité des paysages agricoles, nous avons dans cette thèse envisagé des niveaux différents de ceux de Parker : le sous-ensemble territorial (versant sous le vent, régions Ouest et Sud), l'agrégation de taches (faciès d'invasion) et la tache elle-même (bois d'acacias). De telles subdivisions, qui permettent de rendre compte des interactions entre les processus de colonisation et l'organisation spatiale de l'invasion en relation avec la gestion des paysages, sont innovantes. Nous ne connaissons pas d'autres études sur les plantes envahissantes qui comparent la dynamique d'une invasion entre plusieurs sous-régions, mettent en relation la structure des taches (ou des ensembles de taches) et l'impact de l'invasion sur le milieu, ou envisagent la variation de l'impact mesuré avec la taille du grain d'analyse.

Les aspects génétiques n'ont pas été abordés¹. La question principale qui s'y rattache est probablement celle de relations éventuelles entre la variabilité des génotypes et celle des traits biologiques favorables à l'invasion (ex : accès aux ressources, allocation des ressources à la reproduction). Une autre serait de savoir si l'hybridation de *A. mearnsii* avec *A. dealbata* se révèle favorable à l'invasion. Les aspects démographiques n'ont pas non plus été étudiés. Une étude démographique aurait pu permettre d'envisager des modèles prédictifs et d'évaluer les risques d'une non-intervention sur la propagation de l'acacia dans les paysages. Ces questions, qui ne sont pas apparues prioritaires dans notre travail de thèse, mériteraient d'être envisagées par la suite.

¹ Une réflexion est en cours au CIRAD-Forêt pour étudier le volet génétique de cette invasion, en relation avec l'appel à propositions de recherches lancé par le MATE dans le cadre du programme InvaBio.

Figure 4.1. Schéma général de l'étude distinguant, par niveau d'organisation, les points abordés sur la dynamique d'invasion, la structure et la composition des systèmes. Les éléments reportés en italiques n'ont pas été abordés dans la thèse.



2. LES STRATEGIES DE REPRODUCTION DE L'ACACIA

2.1. Une espèce colonisatrice

a. Des traits biologiques favorables à la colonisation

Les traits biologiques d'*A. mearnsii* traduisent une forte aptitude à la colonisation d'espaces soumis à des perturbations. Une forte allocation des ressources est consacrée à la reproduction. Les semences produites en grand nombre sont de petite taille et d'une grande longévité. La couleur très sombre des graines peut constituer un trait prédisposant à la levée de dormance lorsqu'elles sont exposées au rayonnement solaire à la suite d'une perturbation. La croissance est rapide et la phase juvénile courte.

Ces éléments correspondent au modèle des stratégies vitales (Grime, 1977) ou au modèle des attributs vitaux (Noble et Slatyer, 1980). Pour Grime, les perturbations modifient les équilibres compétitifs et favorisent les espèces dont la biologie permet d'exploiter des conditions temporairement favorables. Grime reprend ce modèle pour présenter l'invasion comme une utilisation temporaire de ressources au caractère fluctuant (Davis *et al.*, 2000). Les traits biologiques déterminant selon Grime la réponse aux perturbations (vitesse de croissance, allocation de ressources à la production de graines, capacité de germer après perturbation, durée de vie) figurent tous chez *A. mearnsii*. Pour Noble et Slatyer (1980), c'est la dynamique de recrutement qui importe : la capacité de dormance, particulièrement élevée chez *A. mearnsii*, constitue l'un des attributs fondamentaux de la colonisation d'une perturbation.

La petite taille des graines et la variabilité de cette taille observées chez cet acacia constituent des traits biologiques majeurs dans la mesure où la taille des graines est considérée comme un descripteur synthétique des capacités de colonisation des espèces (Rees, 1995). En outre, nous avons montré que les graines d'*A. mearnsii* sont fortement appréciées par l'Hémipode de Madagascar (*Turnix nigricollis*) qui, recherchant sa nourriture au sol, est susceptible d'assurer ainsi une dispersion sur toute l'année.

Enfin, le devenir des graines diffère selon leur taille. Les graines les plus grosses germent rapidement, tandis que les graines les plus petites entrent en dormance. Cette dernière est facilement levée par un choc thermique lié aux fortes perturbations (passage d'un feu, mise à nu du sol).

b. Une forte amplitude altitudinale

A. mearnsii est l'espèce exotique naturalisée qui présente la plus grande amplitude altitudinale à La Réunion (2060 m). Parmi les espèces ligneuses indigènes, *Aphloia theiformis*², probablement la plus étendue le long du gradient altitudinal, ne dépasse pas 1600 m d'amplitude³. Une telle amplitude suppose nécessairement une bonne tolérance à la sécheresse et au froid, conformément à ce qui est observé dans l'aire d'origine de cet acacia. Elle suppose également l'ajustement de stratégies de reproduction avec l'altitude et les paramètres climatiques qui s'y rattachent.

Une forte variabilité s'observe effectivement dans les stratégies de reproduction de l'espèce. On observe une variabilité du nombre de graines par gousses avec l'altitude, le maximum se situant vers 1400 m. Il est probable qu'aux extrêmes altitudinaux, la réduction du nombre de graines par gousse se traduise par une augmentation de leur taille moyenne. Cela signifierait l'adoption d'une stratégie particulière aux extrémités du gradient, basée sur la production de graines moins dormantes mais bénéficiant de réserves plus importantes et donc capables de développer rapidement une plantule.

² Il s'agit d'une espèce indigène commune assez largement répandue dans la région (Madagascar, Comores, Mascareignes, Seychelles et Afrique austro-orientale tropicale).

³ Les données sur la distribution altitudinale des espèces ligneuses indigènes ont été acquises en juillet et août 2001 par Géraldine Derroire stagiaire de la Formation d'Ingénieur Forestier (FIF) de Nancy.

Si la floraison reste relativement synchrone le long du gradient altitudinal, une désynchronisation des stades phénologiques apparaît dès la production de gousses. A l'échelle du gradient altitudinal, ceci représente un étalement de la fructification qui constitue un atout majeur pour l'espèce dans la mesure où elle maximise la probabilité d'être dispersée par les vents et le ruissellement durant la période des dépressions tropicales (décembre à avril). De manière similaire, l'étalement de la floraison, de durée très supérieure à ce qui est observé en Australie, contribue à maximiser la réussite de la pollinisation. De même, l'étalement de la production de semences, contribue à maximiser les chances de rencontrer des conditions favorables à la germination. Le processus de déhiscence des gousses lié à l'évolution de l'ambiance atmosphérique concourt également à étaler dans le temps la pluie de semences. Enfin, l'Hémipode de Madagascar apparaît apte à disperser les graines d'acacia toute l'année.

Ces éléments n'apparaissent pas clairement dans la littérature pour caractériser les traits biologiques favorables à l'invasion, où il est plutôt fait référence à la petite taille des semences, la formation d'une banque de semences éphémère, une croissance rapide, une courte phase juvénile, une bonne efficacité de la dispersion (Reichard et Hamilton, 1997; Rejmanek et Richardson, 1996 ; Thompson *et al.*, 1995 ; Williamson et Fitter, 1996). Seul l'intérêt d'étaler la germination est évoqué (Radford et Cousens, 2000).

c. La bande 1100-1300 m d'altitude

Les densités d'acacias les plus fortes en 1997 se localisent entre 1100 et 1300 m (*Figure 3.13, p. 151*). Le taux de remplissage maximal des gousses est observé vers 1300 m (un peu moins de 11 graines par gousse) (*Figure 2.6, page 85*). Sur l'ensemble des quatre sites d'étude de la phénologie de l'acacia, le site d'altitude intermédiaire (positionné à 850 m) présente la plus forte production de semences (environ 400 graines/m²/an, *Tableau 2.2, p. 95*). L'examen des cartes de 1950 montre que dans les Hauts de l'Ouest et du Sud, c'est également dans cette bande altitudinale que les acacias y sont les plus denses, et que l'invasion semble donc y avoir débuté. Cette convergence d'éléments présente un intérêt majeur dans la prédiction des invasions le long d'un gradient altitudinal. Des relevés réalisés à intervalle d'altitude régulier pour un ou plusieurs indicateurs de production de semences (ex : nombre de graines par fruit, densité de fruits sur l'arbre) peuvent en effet permettre de déterminer des zones sensibles devant faire l'objet d'une surveillance prioritaire pour détecter le départ d'une invasion et intervenir rapidement.

Traduite en conditions thermiques, cette bande altitude se révèle cohérente avec les données de Booth (1988) (*Tableau 2.1, p.77*). L'intervalle commun des températures moyennes annuelles pour l'Australie, l'Afrique du Sud et un ensemble d'autres pays est 14.2 - 17.5 °C. La représentation graphique de la variation des températures moyennes du mois le plus froid (août) et du mois le plus chaud (janvier) avec l'altitude (*Figure 4.3*) montre que la bande 1100-1300 m correspond à un balayage des températures mensuelles qui reste inscrit dans l'intervalle 14.2 – 17.5 °C. Là encore se dessinent des applications en terme de prédiction des invasions, sur la base de la connaissance des exigences thermiques des plantes qui, pour les plantes ligneuses exotiques cultivées, sont généralement connues⁴.

C'est également dans cette frange altitudinale que la culture du géranium, qui se situe ici au-delà de son optimum écologique (Defos du Rau, 1960), a subi le plus fort recul. Il y a donc recouvrement au sein d'une même bande altitudinale 1100-1300 m de conditions optimales pour l'acacia et de facteurs agricoles favorables. Enfin, à l'échelle du versant sous le vent, sachant que la dispersion des gousses d'acacia peut s'effectuer sur de grandes distances à la faveur de cyclones, la densification de l'espèce et le renforcement de la production de graines en altitude moyenne constituent, d'un point de vue géométrique, un atout supplémentaire pour coloniser les espaces situés de part et d'autre du gradient altitudinal.

⁴ Selon cette même démarche, le logiciel CLIMEX (Sutherst, 1999) fourni par le CSIRO permet de cartographier l'aire potentielle de distribution de plantes envahissantes au sein de territoires pour lesquels les données climatiques ont été renseignées dans une base de données.

Figure 4.2. Comparaison de données quantitatives relatives à la reproduction de *Acacia mearnsii* dans la bande altitudinal de départ d'invasion à La Réunion et dans son aire d'origine. L'effet du parasitisme et de la prédation sur l'expression de ces données est présenté au bas de la figure.

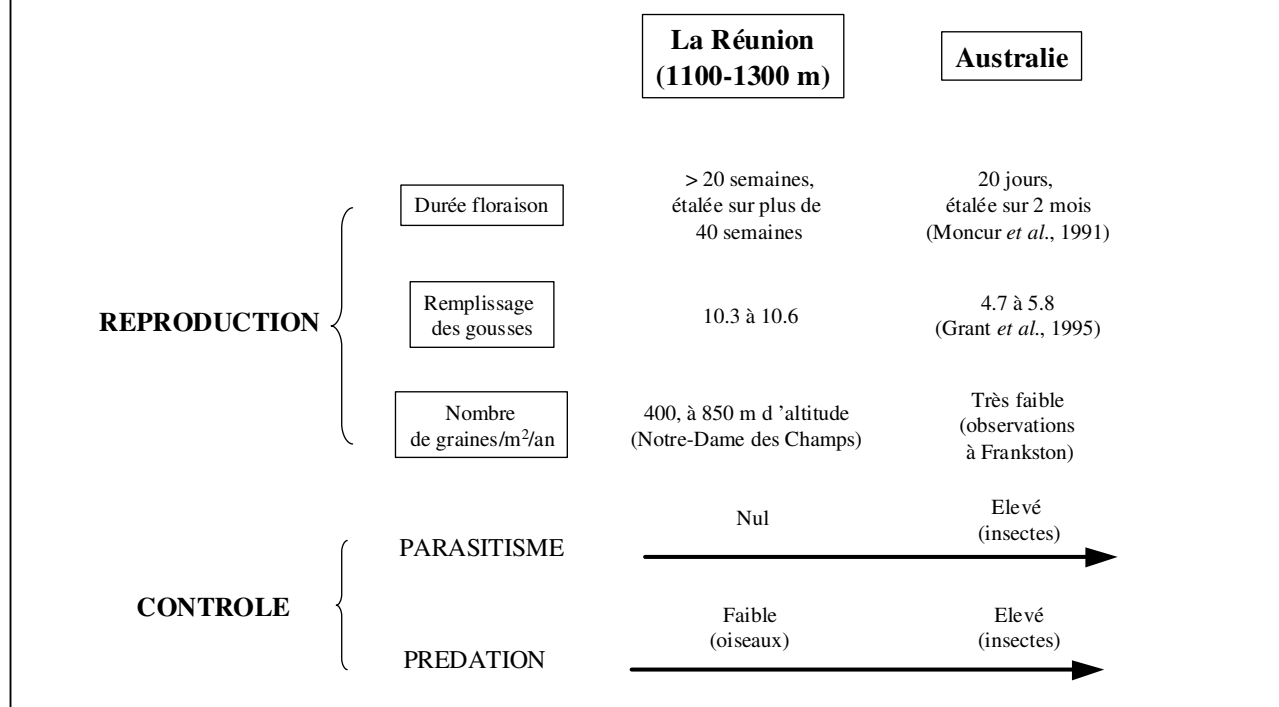
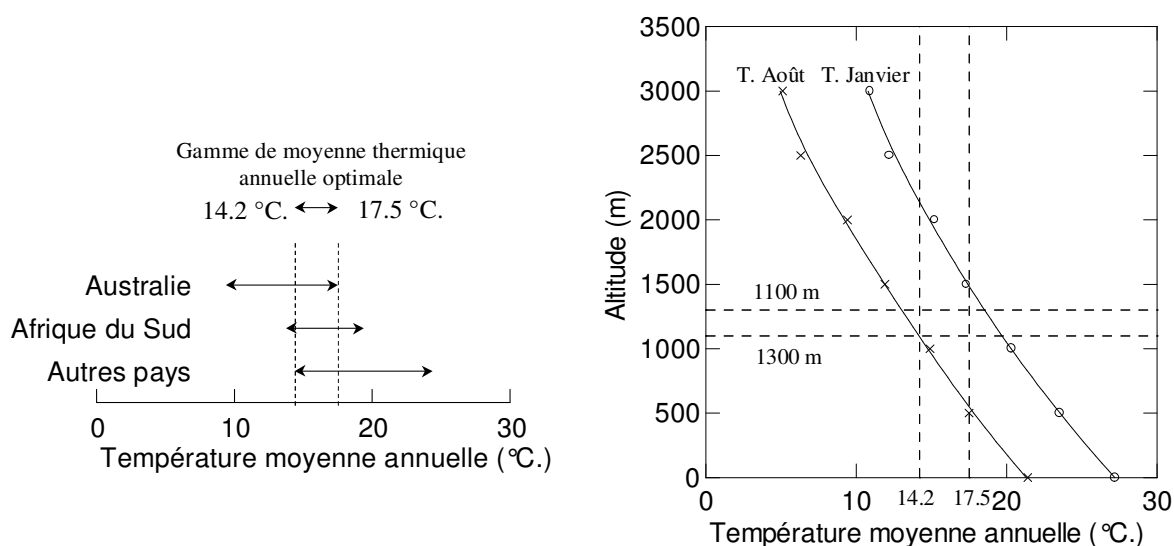


Figure 4.3. Caractérisation de la bande 1100-1300 m du point de vue des températures et des exigences de *Acacia mearnsii*. T. Janvier = Température moyenne du mois le plus chaud ; T. Août = Température moyenne du mois le plus froid. Les données sur les exigences thermiques de *A. mearnsii* sont tirées de Booth (1988).



d. *De fortes différences avec les traits biologiques observés dans l'aire d'origine*

La figure 4.2 fournit une représentation d'ensemble des différences liées à la biologie de la reproduction, qui apparaissent entre l'aire d'origine (Australie) et la bande altitudinale correspondant au départ de l'invasion à La Réunion (1100-1300 m). Ces différences sont à relier avec celles observées pour le parasitisme ou la prédation des graines, qui se révèlent élevés en Australie et faibles à nuls à La Réunion.

Nous avons noté en première partie de cette thèse que cette forte pression d'insectes dans l'aire d'origine de *Acacia mearnsii* est à relier à son appartenance au caractère ancestral des acacias bipennés (New, 1984). S'agissant de ce groupe, la pression élevée exercée par les insectes dans le contrôle de la reproduction de la plante se relâche fortement après introduction dans un autre milieu, tout particulièrement dans un milieu insulaire.

e. *Comparaison avec Acacia dealbata*

Acacia dealbata, introduit à La Réunion en 1842, soit 45 ans avant *Acacia mearnsii* (Trouette, 1898), est une espèce très proche de *A. mearnsii* (New, 1984). Bien que naturalisé, *A. dealbata* est beaucoup moins fréquent que *A. mearnsii* dans les paysages des Hauts de La Réunion, à l'exception des cirques de Mafate et de Cilaos où cette dernière espèce est peu présente⁵.

Les données relatives à la production de gousses et au nombre de graines par gousses recueillies dans la deuxième partie de cette thèse semblent montrer que l'allocation des ressources à la reproduction est moins élevée chez *A. dealbata* que chez *A. mearnsii*. Pour effectuer une comparaison parfaitement fiable, il faudrait cependant recueillir des données au sein de la zone écologique optimale de *A. dealbata*. Il en effet possible que les données recueillies à Bois court (1400 m) et Bourg-Murat (1500 m) se situent au-delà de cet optimum écologique.

2.2. Un cadre historique prédisposant pour l'invasion

a. *Le rôle de l'utilisation agricole des sols*

La réalisation d'une typologie de trajectoires des unités de milieu permet de rendre compte de la variabilité des situations agricoles et de leur histoire au sein de la région étudiée. L'analyse de l'évolution conjointe du géranium, des prairies permanentes, de la canne et de l'acacia met en évidence à l'échelle régionale une relation inverse entre la dynamique de l'acacia et celle du géranium (tout particulièrement à l'Ouest), mais également une tendance dominante de récupération des surfaces à *A. mearnsii* et de terres cultivées pour le développement de l'élevage (tout particulièrement au Sud). Cette dynamique permet de maintenir une surface agricole importante face à l'urbanisation galopante des Hauts liée au fort développement démographique de l'île (Pavageau, 2000). L'analyse diachronique de l'occupation du sol montre que cette dynamique de transformation des paysages ruraux d'altitude s'oppose à la situation de la canne qui, bien que ne retrouvant pas le niveau des années 1960 et 1970, reste relativement stable (Pavageau, 2000). L'examen de la tendance moyenne fait néanmoins apparaître, outre le déclin des cultures et le développement des pâturages, une augmentation moyenne de la densité en acacias. L'estimation des surfaces montre de manière complémentaire que les surfaces en acacia ont augmenté de plus de 5 % en moyenne par an depuis 1950, à la faveur de changements agricoles que la typologie de trajectoires permet d'affiner.

⁵ Les Cirques de La Réunion constituent des enclaves au sein de l'île, bordées de remparts qui les ont parfois protégés de la progression de certains organismes envahissants. C'est le cas par exemple du Bulbul orphée (*Pycnonotus jocosus*), oiseau dont la pénétration du Cirque de Mafate est très récente. Ceci renvoie à l'intérêt d'une surveillance accrue de ces Cirques, dont il est d'ores et déjà prévu de les intégrer dans le projet de Parc National des Hauts de La Réunion.

Les unités de reconversion précoce du géranium en autres cultures sarclées portent sur près de la moitié de la zone étudiée et correspondent au maintien de spéculations agricoles dans un contexte de faible disponibilité foncière ne permettant pas le plein essor de l'élevage, hormis dans les unités les plus en altitude. C'est là que la densité en acacias est la plus élevée, bien que la progression y soit moins forte que dans la moyenne des situations. Cette zone correspond aux surfaces les plus anciennement cultivées en géranium, où les perturbations des sols sont les plus anciennes. La déstructuration des andosols que l'on y observe (Perret, 1993) est d'autant plus forte que l'impact des cyclones y est particulièrement violent. On relève ainsi que 35 cm de terre ont été décapés en zone maraîchère lors du cyclone Firinga en 1989 (Perret, 1993). Ces perturbations entretenues favorisent l'installation de *A. mearnsii*, les écarts thermiques à la surface du sol entre le jour et la nuit facilitant alors la germination des semences (Itoh *et al.*, 1990). On note enfin qu'au même titre que d'autres mimosacées (Perret *et al.*, 1996), l'espèce colonisatrice qu'est *A. mearnsii* présente un meilleur enracinement sur des sols déstructurés que la plupart des autres espèces.

L'aménagement des pâtures procède ici de la conversion récente de landes d'altitude dont la végétation est arasée au bulldozer. La végétation indigène est ainsi supprimée pour être remplacée par la culture de plantes exotiques. Souvent, une ou deux cultures de pommes de terre sont effectuées avant l'installation de la couverture prairiale. Les andosols présents dans les zones correspondantes subissent alors d'importantes modifications de leurs propriétés physiques (Perret et Dorel, 1999). Comme dans les anciennes zones à géranium, ces perturbations offrent un cadre propice à la germination de semences d'acacias. Les semenciers y sont cependant moins nombreux et ont pour la plupart été installés par les services forestiers sur des promontoires à protéger contre l'érosion⁶ comme par exemple d'anciens pitons volcaniques (Benda, 1956)⁷ ou des espaces destinés à être restaurés par une légumineuse avant d'être plantés en *Cryptomeria japonica* (archives ONF⁸), espèce communément utilisée en reboisement dans les années 1950. Elle a également été plantée dans les Hauts de l'Ouest sur les sites où les opérations de sylviculture de *Acacia heterophylla*, acacia endémique de La Réunion, ont échoué (Miguet, 1980). Depuis, *A. mearnsii* s'y est également étendu en altitude plus élevée.

b. Un contexte climatique très favorable

Ces dynamiques agricoles conditionnent la rapidité et la densité des espaces colonisés par *A. mearnsii*. A des échelles de temps et d'espace plus élevées, elles restent cependant adossées au contexte climatique qui leur correspond et qui s'exprime tant en seuils de température qu'en occurrence d'événements cycloniques. Dans les zones de basse altitude, *A. mearnsii* connaît un essor depuis 1978. Cet essor relève avant tout de l'abandon de la culture du géranium à des altitudes se situant très au-dessous de l'optimum écologique de cette plante, situé à 1000 m environ (Defos du Rau, 1960). Mais de manière parallèle, il faut considérer que des apports de semences ont été effectués lors de cyclones, des témoignages de personnes interrogées attestant de l'apparition de *A. mearnsii* à proximité de ravines après le passage du cyclone Firinga en 1988. La fructification reste néanmoins très faible en très basse altitude, une température moyenne annuelle supérieure à 24 °C. constituant un facteur limitant pour le développement de l'espèce (Booth, 1988).

⁶ L'espèce *Acacia dealbata* a également été utilisée à cette fin, comme l'atteste la lettre du 2 août 1954 de l'ITEF du Tampon à l'IEF de Saint-Denis : « (...) Il faudra donner la préférence à l'acacia Bernier (*A. dealbata*), acacia très rustique drageonnant et poussant sur les sols squelettiques comme ceux de la Nouvelle. L'expérience faite aux Sources prouve que cette essence ne craint pas beaucoup le gel (...). » (Source : archives ONF).

⁷ Au sud de l'île, des plantations d'*Acacia mearnsii* sont notamment réalisées en 1960 sur différents pitons appartenant aux cantons forestiers de Nez de Bœuf, de Piton Rouge, des Pitons et de la Rivière des Remparts (Source : archives ONF).

⁸ Lettre du 27 mai 1959 de l'ITEF du Tampon à l'IEF de Saint-Denis : « (...) Une expérience est en cours qui prouvera s'il est besoin d'attendre l'âge d'exploitabilité des acacias pour entreprendre la substitution d'essence ou bien si l'acacia ayant déjà un certain couvert, cette substitution est possible » (Source : archives ONF, Division du Tampon).

Figure 4.2. Essai de cartographie de la zone potentielle maximale d'invasion (en pointillés) de *Acacia mearnsii* à La Réunion.

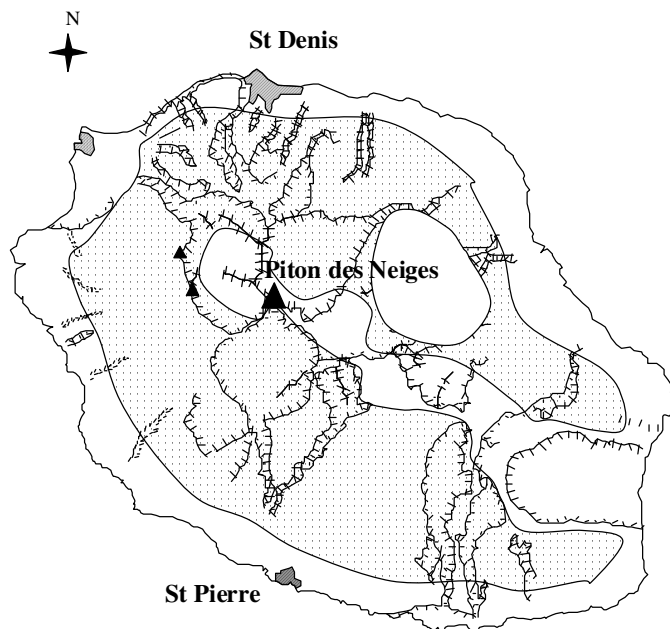
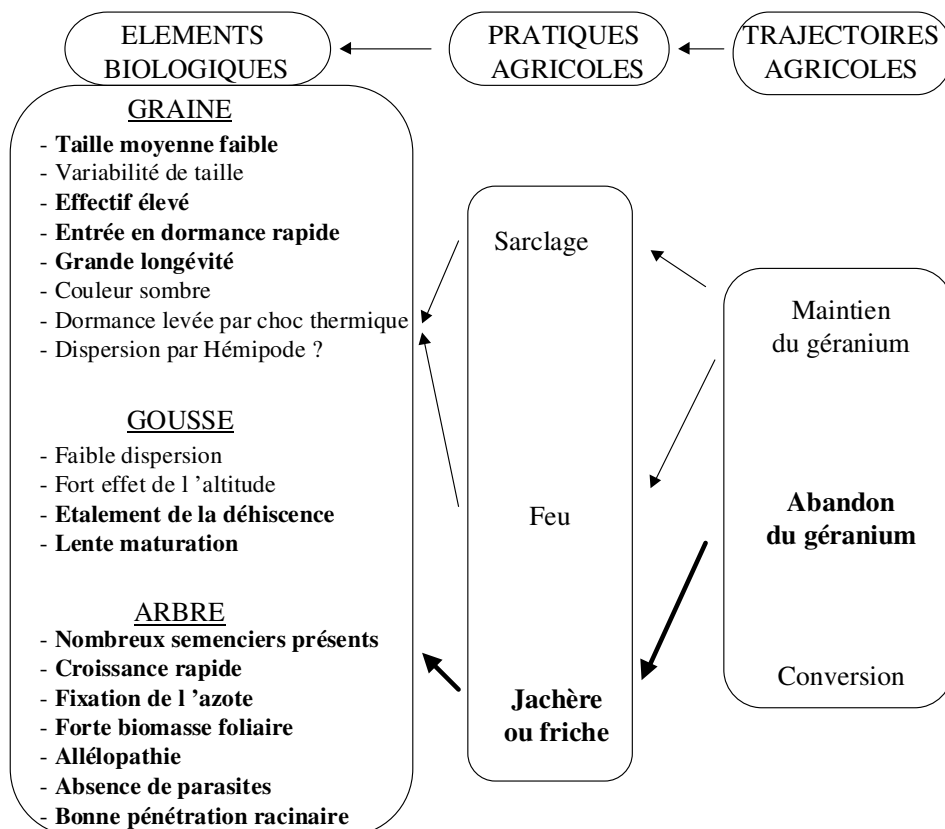


Figure 4.3. Représentation synthétique des processus d'invasion de *A. mearnsii*, en relation avec les pratiques et trajectoires agricoles. Les flèches lient des éléments agricoles et des éléments biologiques. Les caractères gras correspondent aux éléments paraissant les plus importants.



En altitude, au contraire, l'extension ne semble pas être limitée par les températures fraîches d'altitude où la température moyenne du mois le plus froid ne descend pas au-dessous de 0°C (Raunet, 1991) alors qu'elle peut s'abaisser à - 2.6 °C dans l'aire d'origine de cet arbre (Booth, 1988). La présence d'*A. mearnsii* en peuplements denses (ex : Plaine des Palmistes, Hauts de Saint-Joseph) ou de manière isolée (ex : Saint-Philippe) semble montrer que l'isohyète 4000 mm constitue la limite pluviométrique supérieure à la colonisation de l'espèce.

Considérant l'ensemble des limites thermiques et pluviométriques, la zone possible d'invasion de *A. mearnsii* constitue néanmoins une fraction considérable de l'île (Figure 4.2), qui se situe entre 55 et 65 % de sa surface. L'aire totale actuelle des taches d'*A. mearnsii* sur l'île se place dans une fourchette de 5300 ha à 5800 ha (environ 2.2 % de la surface de l'île). Ceci dépasse les surfaces envahies par *Ligustrum robustum*, estimées à 3200 ha (Lavergne, 1995) ou par *Rubus alceifolius*, qui couvrent également un peu plus de 3000 ha (Sigala, comm. pers.). En surface cumulée, *A. mearnsii* se positionne avant le *Cryptomeria* du Japon (*Cryptomeria japonica*), essence forestière cultivée sur moins de 1900 ha (Bouillie, 2001).

c. Représentation synthétique

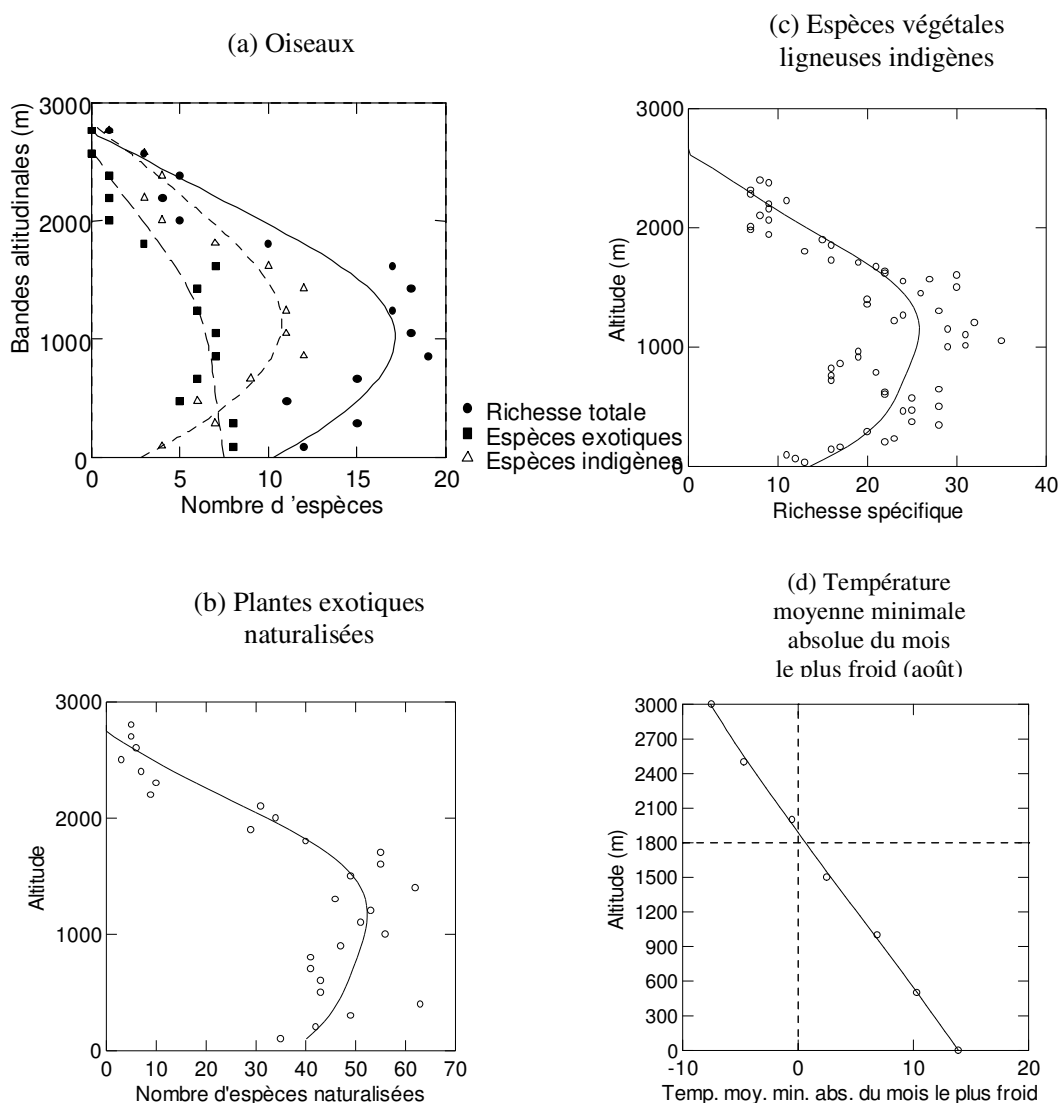
La figure 4.3 fournit une synthèse graphique de la confrontation des mécanismes biologiques et des éléments de contexte historique et physique qui ont prévalu à l'invasion de *Acacia mearnsii* dans les Hauts de La Réunion.

Au plan biologique, la présence de nombreux semenciers augmente les chances de fécondation, s'agissant d'une pollinisation nécessairement croisée. La croissance rapide de l'acacia permet d'accéder rapidement aux différentes ressources, et la forte biomasse foliaire correspond à une capacité photosynthétique élevée, élément majeur en biologie des invasions (Dulai *et al.*, 1998; Pattison *et al.*, 1998; Smith et Knapp, 2001). La fixation de l'azote constitue également un caractère avantageux (Hughes et Styles, 1989; Vitousek et Walker, 1989). Nous avons également vu en première partie que certains acacias, y compris *A. mearnsii*, ont des propriétés allélopathiques (Djadjjo *et al.*, 2000; Rajbanshi et Inubushi, 1998).

L'absence de parasites constitue également une des explications mises en avant pour expliquer les invasions de plantes, dans les milieux insulaires isolés (Boucher et Stirton, 1980; Cronk et Fuller, 1995; Elton, 1958; Figier et Soulères, 1991; Lawesson et Ortiz, 1987). Dans le contexte particuliers des andosols, de structure massive, la vigueur de l'enracinement constitue un atout majeur pour la plante. Des avantages majeurs sont également représentés par la production de semences élevée (Cronk et Fuller, 1995; Williamson et Fitter, 1996) et la grande longévité des graines (Goo *et al.*, 1979; Holmes et Cowling, 1997; Weiss, 1984). Enfin, on relève l'intérêt pour la plante de conditionner la déhiscence des gousses aux fluctuations hygrométriques de l'air (voir Figure 2.14, p. 94), sans que l'on puisse cependant considérer cet élément comme un trait biologique de *A. mearnsii* quant à sa capacité à coloniser les espaces ouverts.

Au plan agricole, les pratiques de sarclage et de défrichement par le feu favorisent la germination par levée de dormance des graines. Mais la mise en jachère ou le départ en friche sur un sol laissé nu favorise également la germination qui, au regard de l'importante réserve de semences au sol (ex : 400 graines/m²/an à Notre-Dame des Champs), reste très dense. Plus en amont, les trajectoires agricoles liées aux politiques fluctuantes de soutien des producteurs de géranium conditionnent l'importance des mises en friche et, partant, l'importance des taches d'acacia dans les paysages agricoles.

Figure 4.4. Variation de la richesse spécifique avec l'altitude pour trois taxons différents à La Réunion⁹. Les courbes de tendances sont établies par lissage DWLS des données (puissance 0.5). A l'exception de l'avifaune exotique qui occupent préférentiellement les étages de basse altitude (graphe a), la variation de la richesse de l'ensemble des taxons avec l'altitude dessine une courbe en cloche. Les pics de richesse des oiseaux indigènes, des plantes exotiques naturalisées et des plantes ligneuses indigènes s'inscrivent dans une bande 1100-1300 m. Une rupture dans les différents nuages de points s'observe vers 1700-1800 m, étage altitudinal qui correspond à l'apparition du gel (d).



⁹ Le graphe (c) a été établi à partir des données recueillies en juillet 2001 avec l'aide de Géraldine Derroire, étudiante à la FIF (ENGREF)

3. L'IMPACT DE *ACACIA MEARNSII* SUR LA BIODIVERSITE

3.1. Variation de la richesse spécifique avec l'altitude

Le patron de variation de la richesse spécifique avec l'altitude varie de manière similaire pour les oiseaux indigènes, les plantes exotiques naturalisées et les plantes ligneuses indigènes, avec un pic de richesse inscrit dans la bande altitudinale 1100-1300 m (*Figure 4.4*). Des éléments de discussion ont été fournis en troisième partie de la thèse pour les oiseaux et les plantes naturalisées. La convergence de ces trois groupes en un modèle commun invite à fournir de nouveaux éléments de discussion.

a. Un modèle commun de variation altitudinale de la richesse

L'existence de ce modèle commun montre que la règle de Rapoport établissant une transposition de la variation latitudinale à la variation altitudinale de la richesse spécifique (Rahbek, 1997) n'est pas applicable à La Réunion. Nous avons émis l'hypothèse, concernant l'avifaune (partie 3), d'une possible disparition d'espèces aux étages altitudinaux inférieurs, par disparition des habitats ou par excès des prélèvements liés à la chasse et au braconnage. Cela a certainement été le cas pour les oiseaux (Barré *et al.*, 1996), mais on ne peut de la même manière invoquer la disparition d'espèces végétales à basse altitude, dans la mesure où les relevés de végétation indigène ont été réalisés dans les milieux forestiers primaires les moins perturbés possible.

S'il paraît naturel que l'avifaune et la flore indigènes obéissent au même patron de variation altitudinale de la richesse spécifique, dans la mesure où ils restent liés à la distribution des habitats forestiers, il est étonnant que la flore exotique en fasse de même. Celle-ci a en effet été relevée le long de cheminements traversant tous les types de milieux. Ceci conduit à penser que les raisons majeures de variation de la richesse spécifique avec l'altitude ne dépendent pas de l'habitat. Seuls des facteurs environnementaux ambiants calés sur l'altitude et valables sur l'ensemble de la façade sous le vent de l'île peuvent être envisagés. Les deux seuls facteurs remplissant ces conditions sont la pression atmosphérique et la température (Dejaifve et Prodon, 1997).

b. Hypothèse : un effet géométrique combiné à celui du gel

Au-delà des facteurs climatiques, nous pensons que le facteur principal d'obtention d'un modèle commun consiste en un simple effet géométrique. Les espèces situées à une altitude donnée rassemblent en effet des espèces dont la position moyenne se situe à cette même altitude, mais également des espèces de zones plus basses et des espèces de zones plus élevées. La flore et la faune devenant rares au-dessus de 2600 m (limite supérieure des formations éricoïdes d'altitude), cet effet géométrique prend son expression maximale à $2600 / 2 = 1300$ m, ce qui correspond bien au positionnement du pic du modèle commun.

Ce même effet géométrique ne paraît pas se manifester pour les espèces exotiques (*Figure 4.4 a.*). Néanmoins, l'avifaune exotique présente dans nos relevés ne rassemble que 11 espèces. Face à ce faible effectif, l'effet des trois espèces en moyenne positionnées aux plus basses altitude (*Perdica asiatica*, *Francolinus pondicieranus* et *Ploceus cucullatus*) suffit à expliquer que l'avifaune exotique n'obéisse pas au modèle commun de variation altitudinale de la richesse spécifique.

Nous pensons que la température constitue le facteur écologique majeur de variation de la richesse spécifique. Tout particulièrement, il semble que l'occurrence du gel intervient de manière prédominante dans l'explication de ce modèle commun. On observe en effet une réduction assez brutale de la richesse vers 1800 m, pour l'ensemble des quatre groupes (flore et faune indigène et exotique). Or, ce niveau altitudinal correspond assez bien (*Figure 4.4. d*) à l'apparition du gel.

3.2. Une analyse hiérarchique de l'impact de l'invasion sur la biodiversité

a. Impact sur l'avifaune : d'importants effets d'échelle

L'étude des relations entre l'avifaune et son milieu à La Réunion met particulièrement bien en évidence les effets d'échelle dans l'évaluation de l'impact d'une plante sur la biodiversité. A l'échelle de l'ensemble du versant sous le vent, l'effet de l'invasion est occultée par les facteurs puissants d'identité des milieux que sont l'altitude et la présence/absence de reliques de forêt primaire. L'effet de l'invasion apparaît alors de manière très tangible sur le plan factoriel principal de l'ACPVI liant l'avifaune à son milieu dès lors que l'on s'attache à analyser la frange altitudinale pour laquelle la densité d'acacias dépasse 10 %. Si l'on resserre ensuite l'analyse en faisant varier le grain au sein d'espaces plus réduits (2 km x 2 km), les espèces d'oiseaux réagissent alors très différemment les unes des autres.

Ces éléments invitent à considérer avec prudence une telle situation où se confrontent d'une part un milieu primaire et des espaces anthropiques, et d'autre part des espèces indigènes et des espèces exotiques. Cette dualité a en effet pour conséquence de masquer, par l'importance de la variabilité qu'elle représente, les autres liens entre le taxon choisi comme bioindicateur et son milieu. De même, la taille du grain apparaît essentielle pour des espèces dont on ne sait *a priori* si elles sont sensibles ou non à l'invasion.

Il serait intéressant de reprendre cette partie de l'étude en la concentrant sur des espèces-clés, en affinant davantage l'échantillonnage et notamment sa durée selon les espèces étudiées, et en étudiant davantage l'effet de la modification du grain d'analyse. Cette démarche permettrait peut-être de faire apparaître un phénomène de percolation, l'effet de l'invasion variant de façon non linéaire avec la densité d'acacia, mais également avec la taille du grain.

b. L'effet de l'acacia sur les paysages, « vu » par les oiseaux

- Spécificité des paysages à acacia par rapport à l'ensemble des paysages ou aux autres formations forestières.

Avec en moyenne 2.5 espèces détectées par point d'écoute, les bois d'acacias apparaissent d'autant plus pauvres que l'étude montre que l'avifaune est la plus riche à l'intérieur de la gamme altitudinale où l'acacia est présent. La canne, qui ne présente en moyenne que 0.7 espèces par point d'écoute, constitue un milieu plus pauvre, mais se situe dans une gamme d'altitude (certes dominée par la canne) où l'avifaune reste globalement pauvre. On peut donc considérer l'acacia comme un facteur d'appauvrissement de l'avifaune.

Les résultats montrent que les bois d'acacias abritent une avifaune moins riche que les bois de couleurs ou la tamarinaie, et à peine équivalente à celle observée sous plantations de cryptomérias ou dans les formations éricoïdes d'altitude. De même, on y rencontre moins d'espèces d'oiseaux indigènes que dans les bois de couleurs et la tamarinaie, et autant que dans les peuplements de cryptomérias ou les formations éricoïdes.

A l'échelle des points d'écoute, les bois d'acacias et plantations de cryptomérias présentent donc une pauvreté faunistique similaire. Sous cryptomérias, *Acridotheres tristis*, *Foudia madagascariensis*, *Saxicola tectes* et *Zosterops borbonicus* y sont les plus fréquentes. Ce sont des espèces qui, sur le plan factoriel de l'AFCVI des relevés d'avifaune (Figure 3.15, p. 151), apparaissent proches de l'origine, s'agissant d'espèces relativement ubiquistes. Sous acacias, *Foudia madagascariensis*, mais également *Geopelia striata*, *Streptopelia picturata*, *Turnix nigricollis* et *Zosterops borbonicus* sont les plus fréquents. Ce sont, à l'exception de la dernière, des espèces granivores qui bénéficient de la ressource représentée par les graines d'acacias. *Zosterops borbonicus*, qui explore les feuillages à la recherche

de petits insectes, trouve également dans les bois d'acacias un habitat favorable. Toutefois, il s'agit d'une espèce très commune et extrêmement active, ce qui permet de la détecter dans pratiquement 80 % des points d'écoute réalisés dans des sites entièrement couverts d'acacias.

- Quelles espèces d'oiseaux sont attirées ou repoussées par l'acacia ?

L'AFCVI du tableau d'avifaune (*Figure 3.15, p. 151*) réalisée dans la partie du gradient altitudinal envahie par l'acacia montre que des espèces sont attirées par l'acacia, notamment *Turnix nigricollis* et *Streptopelia picturata* qui sont des espèces chassées et, au-delà des ressources de graines, trouvent probablement dans les bois d'acacias une protection. Il aurait été intéressant, lors des relevés d'avifaune, d'estimer l'âge des acacias, de manière à examiner si ces deux espèces ne sont pas surtout présentes dans les bois d'acacias les plus âgés, et donc les moins pénétrables, du fait de l'abondance d'arbres à demi-couchés par les cyclones. Au-delà de cette étude, notre connaissance des milieux et de l'avifaune de La Réunion nous invite à penser que c'est sans doute le cas de *Streptopelia picturata*, que l'on observe d'ailleurs plutôt en lisière des bois, mais pas de *Turnix nigricollis* qui peut se dissimuler à terre, entre deux touffes d'herbe.

Trois autres espèces, *Foudia madagascariensis*, *Geopelia striata* et *Zosterops borbonicus*, semblent trouver dans les bois d'acacias un habitat favorable. Sur la même figure 3.15 (p. 151), *Foudia madagascariensis* est très proche du facteur F_2 , lui-même fortement corrélée à la densité d'acacia. S'agissant d'un oiseau granivore, cette position conforte notre hypothèse selon laquelle cet oiseau est l'auteur des traces de coups de bec observées sur les gousses d'acacia. A la même échelle d'analyse, les espèces indigènes forestières paraissent s'éloigner de l'acacia. Sur le plan factoriel principal de l'AFCVI, *Hypsipetes borbonicus* et *Zosterops olivaceus* sont les espèces les plus éloignées de la variable densité d'acacia. *Circus maillardi*, busard endémique qui fréquente les milieux ouverts, est opposé à la variable densité d'acacia sur la figure 3.15 (p. 151).

- Les bois d'acacia : un refuge pour les espèces indigènes ubiquistes ?

Parmi les cinq espèces les mieux corrélées positivement à la densité d'acacia à l'échelle du point d'écoute, on compte trois espèces considérées par Barré *et al* (1996) comme indigènes (*Foudia madagascariensis*, *Streptopelia picturata* et *Turnix nigricollis*) et une endémique (*Zosterops borbonicus*). On peut considérer que les bois d'acacias assurent pour ces espèces relativement ubiquistes un refuge forestier de substitution dans les paysages anthropisés.

Il aurait été intéressant de noter la présence de nids au sein des bois d'acacias de manière à identifier les espèces nicheuses au sein de ces formations. Un exemple de refuge de substitution d'habitat est fourni par la nidification de *Foufia rubra*, espèce endémique de La Réunion, dans les peuplements de cryptomérias, qui permettent aux oiseaux de nicher à l'abri des rats (Safford, 1997). Dans les bois d'acacia de La Réunion, nous n'avons observé aucun nid.

- Les modalités d'observation ont-elles entraîné des biais ?

On remarque également sur le même graphe (*Figure 3.15, p. 151*) qu'à l'échelle des points d'écoute, *Collocalia francica* (Salangane) s'oppose à la variable de densité d'acacia. Nous pensons qu'il s'agit là d'un biais lié aux difficultés d'observation des oiseaux volant en plein ciel lorsque l'observateur se situe au sein d'un peuplement forestier. De même, le positionnement de *Saxicola tectes* se révèle d'une interprétation délicate car cet oiseau est immanquablement attiré par l'observateur.

D'autre part, nous avons signalé la forte mobilité de *Zosterops borbonicus*, qui est très fréquemment contacté dans tous les types de milieux, est probablement souvent comptabilisé plusieurs fois, et dont la présence dans un habitat ne rend pas directement compte de ses préférences. Il apparaît donc difficile de fournir un indice d'abondance pour cette espèce au sein d'un espace, sachant que le nombre d'individus détectés semble croître de manière presque linéaire avec le temps (*Figure 3.3, p. 135*). Pour mieux analyser les préférences d'habitat de cette espèce, il conviendrait de raccourcir le

temps d'observation et d'exprimer les observations en abondance plutôt qu'en simple présence-absence.

L'effet quantitatif de l'acacia sur l'abondance des espèces d'oiseaux indigènes est présenté dans le tableau ci-dessous. La valeur nulle que prend l'abondance de *Turnix nigricollis* amène à considérer, comme nous l'avions signalé en troisième partie de la thèse, que la valeur 0 dans un relevé d'avifaune peut correspondre à une espèce présente mais qui n'a pas été détectée. Néanmoins, nous considérons, au regard de l'effectif de points d'écoute réalisés dans chaque milieu, mais également de notre connaissance des milieux réunionnais, que cette espèce indigène est absente des bois de couleurs. Il peut donc s'agir d'une espèce de savane à l'origine, qui a ensuite bénéficié de l'anthropisation des paysages pour coloniser des habitats situés à des altitudes plus élevées.

Tableau 4.1. Tableau récapitulatif des différents effets de *A. mearnsii* à l'égard de l'avifaune indigène. Les densités Dm constituent des moyennes d'indices de densités obtenus par la méthode des Indices Ponctuels d'Abondance dans un rayon de 150 m. P = probabilité de Bonferroni affectée au test de Student.

Type d'effet de l'acacia	Dm acacias (D ₁) (N = 33)	Dm bois de couleurs (D ₂) (N = 38)	P (D ₁ , D ₂)	Dm tous milieux (D ₃) (N = 410)	P (D ₁ , D ₃)
1. Abri pour espèces chassées					
<i>Streptopelia picturata</i>	0.15 ± 0.44	0.18 ± 0.87	0.744	0.19 ± 0.71	0.057
<i>Turnix nigricollis</i>	0.67 ± 1.08	0.00 ± 0.00	0.001	0.19 ± 0.62	0.002
2. Habitat refuge					
Espèces précédentes	-	-		-	
<i>Foudia madagascariensis</i>	2.73 ± 1.38	0.63 ± 1.24	0.000	3.82 ± 5.41	0.000
<i>Zosterops borbonicus</i>	2.61 ± 2.08	4.21 ± 2.80	0.006	2.30 ± 2.61	0.000
3. Effet négatif					
<i>Circus maillardi</i>	0.00 ± 0.00	0.03 ± 0.16	0.325	0.03 ± 0.19	0.350
<i>Collocalia francica</i>	0.00 ± 0.00	0.13 ± 0.53	0.134	0.38 ± 1.07	0.006
<i>Coturnix coturnis</i>	0.00 ± 0.00	0.00 ± 0.00	-	0.31 ± 1.08	0.001
<i>Hypsipetes borbonicus</i>	0.00 ± 0.00	2.05 ± 1.09	0.000	0.35 ± 0.88	-
<i>Saxicola tectes</i>	0.00 ± 0.00	2.45 ± 1.11	0.000	1.59 ± 1.94	0.000
<i>Terpsiphone bourbonensis</i>	0.00 ± 0.00	0.26 ± 0.60	0.051	0.07 ± 0.34	-
<i>Zosterops olivaceus</i>	0.00 ± 0.00	1.66 ± 2.07	0.000	0.30 ± 0.98	0.002

4. PRISE EN COMPTE D'ASPECTS NON BIOLOGIQUES

4.1. Une composante manquante : l'impact visuel

La perception visuelle d'un paysage tient en partie d'éléments subjectifs liés à notre cadre de représentation, notre propre grille de lecture s'établissant selon notre appartenance professionnelle et notre propre histoire, en partie de critères objectifs (CEMAGREF, 1981). Concernant une espèce envahissant des milliers d'hectares dans des zones fortement anthropisées, aborder cette question apparaissait nécessaire pour aider à la définition d'une politique de contrôle du processus invasif intégrant les représentations de ce processus par les différents acteurs concernés. Aussi était-il initialement prévu d'aborder cette question dans le cadre de notre thèse en collaboration avec Nicole Sauget (sociologue à l'INRA-SAD de Toulouse). Son décès prématuré en 1998 n'a pas permis de développer ce volet du travail¹⁰.

Nous avons toutefois relevé certains traits saillants dans la structure des sites colonisés par *A. mearnsii*. La perception de l'effet visuel de cette colonisation dépend de l'échelle spatiale selon laquelle on la considère. Tout d'abord, il ne s'agit pas d'une essence qui répond aux critères esthétiques habituels selon lesquels l'œil s'attarde sur un arbre. Cet acacia est en effet de faible taille, souvent tordu (voire couché par les cyclones), assez bas branchu, d'écorce sombre, ne présente pas une floraison vive et reste d'un port sans particularité esthétique. Très commun, il est de fait également banal dans l'ensemble des paysages des Hauts¹¹.

A l'échelle des bois d'acacias, l'œil reçoit une image faite d'homogénéité, de rythme pauvre, de simplicité, parfois de désolation pour des bois affectés par les cyclones. Dans les bois anciens, la pauvreté floristique entretient une sensation de vide et d'isolement. Ces bois rompent d'emblée avec les situations de diversité avec lesquelles l'homme entretient naturellement une certaine affinité (Larrère et Larrère, 1997). De fait, au cours d'une enquête visant à analyser la perception de l'invasion de *A. mearnsii*, jamais personne n'a fait part d'une admiration d'ordre esthétique à l'égard de ces bois. Tout au plus a-t-on évoqué (mais on quitte là le domaine du visuel) l'agréable senteur qui s'en dégage parfois en période de floraison.

A l'échelle des paysages, deux situations opposées se manifestent. Dans le cas de sites où les friches à *A. mearnsii* ont été converties en pâtures, comme cela s'observe de la route allant du Tampon à la Plaine des Cafres, les paysages ont un aspect fortement structuré en lanières, où alternent des ravines envahies d'acacias et des pâtures. Pour le métropolitain, ces paysages évoquent parfois le bocage, bien que toutes les lignes de force suivent invariablement le sens de la pente. L'aspect maîtrisé, arraisonné par l'homme, s'impose immédiatement et rassure. A l'inverse, dans l'ouest, on observe plutôt une mosaïque de peuplements d'*A. mearnsii*, que l'œil perçoit souvent comme une masse informe et peu structurée, sans ligne de force particulière, privant le regard de perspectives lointaines. Au contraire de la situation précédente, tout concourt à fournir une sensation d'abandon et d'opacité peu agréable et peu sécurisante. A l'échelle des paysages, on observe donc un fort contraste dans l'impact visuel de la colonisation de l'acacia, qui peut donner cours à des perceptions diamétralement opposées selon les sites observés. C'est sans doute en partie sur cette base que repose l'étonnante ambivalence de la représentation de *A. mearnsii*, telle qu'elle transparaît dans le discours des personnes qui se sont exprimées sur cette invasion.

¹⁰ Compte tenu de l'importance du thème, une tentative d'approche des représentations sociales de l'invasion par l'acacia a été tentée avec une étudiante de DEA de sociologie (encadrée par Olivier Nougarède INRA-ESR Ivry) qui malheureusement, n'a pas conduit cette étude à son terme.

¹¹ Aussi n'y est-il présent dans les jardins que très rarement, alors taillé en boule, comme par exemple dans les espaces verts présents devant la Maison du Volcan ou dans certains jardins bordant la route du Maïdo.

4.2. L'invasion de *Acacia mearnsii* vue par les usagers

a. Un arbre associé à la période regrettée de pleine activité des Hauts

Nous discutons ici les résultats d'une enquête rapide sur les perceptions des usagers des Hauts de La Réunion à l'égard de *A. mearnsii*¹², résultats qui bien que non rapportés en tant que tels dans notre thèse, permettent de dresser un cadre général de représentation de cette invasion auquel le sens commun se réfère.

En premier lieu, l'évocation de l'acacia ramène toujours implicitement à celle du géranium et de la pleine activité que cette culture représentait dans les Hauts, et qui n'a jamais plus été retrouvée depuis la crise du géranium. Aussi, avec la disparition progressive des derniers champs de géranium, l'acacia est-il devenu lui-même l'emblème d'une période révolue dans laquelle s'enracine pour partie l'identité sociale des occupants des Hauts de La Réunion.

En second lieu, il faut considérer que cet acacia a été planté en grande quantité au lendemain de la seconde guerre mondiale, c'est-à-dire en période de reconstruction nationale qui, en particulier et s'agissant de plantations d'arbres, a favorisé l'essor de la sylviculture du Cryptoméria ainsi que la sylviculture du Tamarin des Hauts¹³. *A. mearnsii*, d'abord planté ou semé selon les modes de la sylviculture du Tamarin des Hauts avant de s'étendre de lui-même, reste pour l'essentiel le fruit d'une plantation active menée par une collectivité paysanne¹⁴ tandis qu'au même moment, les Services Forestiers de l'Etat engageaient de grands chantiers de reboisement en régie. Comme on peut s'y attendre, le discours que l'on entend en milieu rural oppose souvent l'acacia du terroir au cryptoméria de l'Etat.

b. Les diverses valeurs sociales attribuées à *Acacia mearnsii* par les usagers

- L'arbre protecteur de l'environnement

Le rôle écologique supposé de l'acacia, emprunté aux représentations habituelles de l'arbre et de la forêt, renvoie souvent à une idée de protection. Ainsi, cet arbre est censé protéger le sol de la dégradation des sols et favoriser la pluie¹⁵. A l'opposé, le cryptoméria est souvent cité en contre-exemple comme responsable d'un ruissellement excessif. Ainsi peut-on entendre des propos selon lesquels on préférerait protéger l'acacia en place que planter des cryptomérias. Ce point de vue n'est pas sans conséquence puisque lutter contre l'extension de l'acacia peut être interprété comme une tentative de substituer cette ressource paysanne par une ressource ligneuse d'origine plus étatique. Enfin, les bois d'acacias sont des lieux de chasse puisqu'on y trouve l'Hémipode de Madagascar (*Turnix nigricollis*) à des densités élevées.

- L'arbre restaurateur de fertilité

Les techniciens agricoles en particulier évoquent volontiers le rôle agronomique de l'acacia qui régénère le sol et permet de retourner à une terre « bien grasse » et « fertile ». Néanmoins, les termes rapportés font beaucoup plus référence à la litière favorisant la rétention de l'eau qu'à l'azote apporté par la plante. Les contraintes très importantes que connaissent tout particulièrement les Hauts de l'ouest en matière de ressources hydriques (Breuil *et al.*, 1988) ne sont certainement pas étrangères à cette conception particulière de la jachère à acacia. En revanche, il est surprenant de constater qu'assez

¹² Les enquêtes ont été réalisées dans le cadre du stage de DEA de sociologie commencé par Rina Pétrequin.

¹³ Dont les bases héritées de la sylviculture de son cousin *Acacia koa* d'Hawaii étaient déjà connues depuis plusieurs décennies (Baldwin et Fagerlund, 1943).

¹⁴ Il est socialement si bien considéré qu'on lui a donné le nom vernaculaire d'*Acacia des Hauts*.

¹⁵ Les propos d'un particulier résument bien cette perception : « l'apport de l'écologie réunionnaise, c'est l'acacia ».

souvent, les personnes interrogées sur l'acacia ajoutent qu'elles ne savent pas si, véritablement, la fertilité du sol est améliorée par la jachère. Il n'est donc pas impossible qu'au moins en partie, les usagers aient relayé le discours des agronomes sur la restauration des sols sans que ce point ait jamais constitué à leurs yeux un enjeu véritable, d'autant plus qu'ils n'étaient pour la majorité d'entre eux que colons et restaient donc plutôt indifférents à la fertilité d'une terre qui ne leur appartenait pas (Breuil *et al.*, 1988).

c. Valeurs attribuées par les gestionnaires

Les propriétaires fonciers ont la particularité de représenter à la fois et tout autant des membres de la société paysanne et de la société englobante. Aussi ont-ils joué un rôle important de médiateur dans la diffusion des pratiques d'utilisation de *A. mearnsii* proposées par Kopp dès les années 1940 auprès du monde agricole des Hauts. Au-delà du système de représentation lié aux valeurs d'usage, ces propriétaires renvoient également leur discours, au même titre que l'ensemble des gestionnaires, à d'autres valeurs sociales.

- L'acacia du géranium

L'association de *A. mearnsii* à la culture du géranium constitue la valeur la plus commune, qui a pénétré les manuels d'histoire et les musées. Le caractère fixateur d'azote n'y est pas étranger, tant a été important le discours déployé par la Chambre d'Agriculture pendant au moins toute la première moitié du 20^{ème} siècle à La Réunion, comme en témoigne la Revue Agricole de La Réunion (De Villèle, 1921 ; Hibon, 1953; Miège, 1916). Cette représentation relevant de l'association, au sens commun comme au sens agronomique, a donc une valeur véritablement institutionnelle.

- L'arbre aubaine

Dans pratiquement tous les discours *A. mearnsii* apparaît comme une aubaine qui a permis d'apporter le chaînon manquant à la valorisation des Hauts par le géranium, en apportant le combustible nécessaire à la distillation et, plus accessoirement, en permettant d'instituer la jachère arborée. Cette aubaine était d'autant plus grande que *Acacia dealbata*, planté dans les Cirques dès la fin du siècle précédent et bien connu de tous, ne poussait que médiocrement aux altitudes requises pour la culture du géranium. C'est bien dans ce sens que *A. mearnsii* est également parfois appelé Mimosa des Hauts. Plus encore, il représente la solution à la pérennisation d'un système de cultures pour lequel, selon Mariotti (1953), environ 90 % des terrains défrichés sur la forêt pour la culture du géranium étaient ensuite laissés à l'abandon par épuisement des sols.

- Un arbre également cultivé par les services forestiers

Planté parfois avec *A. dealbata* pour la restauration préalable de terres destinées à des plantations de cryptomérias, ou utilisé pour combler certaines parcelles où la régénération du Tamarin avait échoué (Miguet, 1980), *A. mearnsii* est également une espèce utilisée par les services forestiers. Aujourd'hui cependant, cette même espèce est considérée par les forestiers comme une essence décevante dans la mesure où elle est sensible aux cyclones et donne lieu à des peuplements où règne "un grand désordre" fait de troncs entremêlés et couchés. En revanche, ces peuplements sont perçus comme une importante réserve de combustibles et les idées de valorisation sous forme de bois de chauffe, de charbon de bois ou de copeaux de bois sont invariablement émises par les décideurs.

d. Conséquences : le coût social d'une lutte contre Acacia mearnsii

Il faut admettre que si l'acacia a été érigé en norme positive dans le discours commun, les jeunes générations ignorent le rôle qu'a joué cette plante dans le développement des Hauts. Il faut d'autre part considérer que la représentation de cet arbre s'est déformée au profit d'un discours standardisé, qui

laisse difficilement envisager que cette espèce ait pu être introduite pour d'autres raisons que l'assolement et la production de combustible, alors que tel n'a pas été le cas. La réalité passée est perçue à l'aune de ce que l'on connaît maintenant et tout le monde a oublié que l'acacia a été introduit pour la production de tannins. S'y imbriquent les discours relatifs à la forêt dont on sait qu'une grande partie a disparu sous l'effet des défrichements agricoles, et qui ont récemment donné une nouvelle dimension aux étendues d'*A. mearnsii*.

En revanche, l'intérêt agronomique de la jachère à *A. mearnsii* est aujourd'hui à peu près totalement sorti du discours conventionnel, et usagers et gestionnaires s'accordent pour reconnaître le caractère inadapté de cette pratique aux exigences d'aujourd'hui, d'autant que la culture du géranium poursuit son déclin. Une relance du géranium, face aux problèmes croissant d'utilisation du foncier, ne se traduirait pas par la relance de la jachère longue, pratique qui immobilise le sol pendant plusieurs années sans apporter de gain. C'est donc aujourd'hui sur un terrain essentiellement environnemental mais également emblématique, comme nous l'avons vu plus haut, où la fonction de production de combustible de cet arbre reste néanmoins très prégnante, que se situe le coût social d'une lutte contre *A. mearnsii* dans les Hauts de La Réunion.

L'analyse des processus d'invasion de cet arbre nous permet de dégager des propositions de lutte, déclinées selon plusieurs niveaux d'organisation.

5. PROPOSITIONS POUR UNE GESTION DE L'INVASION DE *ACACIA MEARNsii*

Dans le cadre des invasions, les ruptures d'équilibre associées à un niveau d'organisation donné trouvent leur source dans le contexte englobant que constitue les niveaux d'organisation supérieurs (Hobbs et Humphries, 1995). Aussi est-il infondé d'opter pour une pratique de lutte qui ne tient pas compte des niveaux d'organisation supérieurs. Dans le meilleur des cas, la gestion la plus efficace d'une invasion consisterait à rétablir en l'état le contexte englobant préalable à l'invasion. Dans la pratique, cela reste cependant rarement réalisable. C'est donc à une gamme étendue de niveaux d'organisation qu'il faut faire référence pour proposer un plan de lutte contre une plante envahissante. Un tel cadre est présenté ci-après pour *A. mearnsii*, depuis les niveaux les moins englobants jusqu'aux plus englobants.

a. Comment réduire la production de graines

A. mearnsii est caractérisé par une forte allocation des ressources à la fructification. Au niveau de la formation de la graine elle-même, un premier type d'action consiste à contrôler la formation des graines. Le contrôle de l'initiation florale, réalisable par des procédés chimiques sur des plantes horticoles à forte valeur économique, n'est évidemment pas envisageable ici. La mise en évidence d'insectes pollinisateurs spécifiques aurait elle-même permis d'imaginer des voies d'intervention basées sur la perturbation de leur comportement, en utilisant par exemple des phéromones, mais tel n'est pas le cas. Une autre piste consisterait à réduire la densité des arbres dans la mesure où celle-ci favorise nécessairement les chances de réussite d'un système de pollinisation auto-incompatible. Dans la pratique, ceci n'est guère réalisable au sein des peuplements actuels, de densité très élevée. Tout au plus peut-on retenir que la suppression d'individus présents au sein des formations éricoïdes est d'autant plus efficace que le potentiel local de pollinisation s'en trouve réduit. D'autre part, la floraison est réduite aux parties du houppier exposées à la lumière. Au sein des bois d'acacias les plus fermés, la floraison se réduit à la partie supérieure du houppier, ce qui réduit d'autant la production de semences. En lisière, la fructification reste par contre importante. Aussi pourrait-il être envisagé, dans les conditions où de tels bois jouxtent des terrains ouverts aménageables (pâtures, pare-feux), de planter une bande d'essences exotiques ombrageant la lisière.

Mais une voie plus efficace pourrait être l'utilisation d'agents biologiques parasitant les fleurs. Relevant de la série australienne ancestrale des *Botryocephalae*, *A. mearnsii* dispose en effet d'un cortège de ravageurs ou pathogènes hautement spécifiques (Bruzese, *com. pers.*). On pourrait donc *a priori* identifier des agents de contrôle biologique hautement spécifiques permettant de contrôler la floraison. Il importerait de tester l'innocuité de tels agents sur d'autres espèces locales à fort intérêt économique ou patrimonial. C'est dans ce cadre que des semences de *A. heterophylla* et *Sophora denudata*¹⁶ ont été adressées au KETRI (Australie, Etat de Victoria) pendant le déroulement de cette thèse, de manière à évaluer le potentiel de plusieurs espèces de Cécidomyies sur les fleurs de ces deux espèces endémiques de La Réunion. Cette voie de lutte biologique est en cours en Afrique du Sud (Adair *et al.*, 2000). Les semences d'*A. mearnsii* sont elles-mêmes attaquées par le charançon *Melanterius servulus*, utilisé en lutte biologique contre *Paraserianthes lophanta*, autre arbre envahissant en Afrique du Sud (Donnelly *et al.*, 1992). Des essais sont également en cours en Afrique du sud pour utiliser d'autres charançons (Adair *et al.*, 2000). Ce type d'action de lutte a pour avantage de continuer à rendre possible la sylviculture d'*A. mearnsii*, si des opportunités économiques se font jour.

b. Agir sur la germination de la graine

Deux voies possibles de lutte portent sur la germination des semences stockées dans le sol, élément central de la stratégie de colonisation de l'espèce : (1) réduire la réserve en provoquant la germination puis éliminant les plantules, (2) réduire les possibilités de germination. Ceci concerne d'abord des situations agricoles mettant en jeu des pratiques de travail du sol et de contrôle de la végétation et s'applique à l'échelle de la parcelle (champ, pâture).

Le système traditionnel de jachère à acacia est basé sur la destruction du couvert arboré par le feu, ce qui détruit une partie du stock de graines dans le sol mais favorise également la germination d'une autre partie. Les plantules sont supprimées au cours des premiers sarclages qui suivent la mise en place de boutures de géranium. Sans doute les premières germinations sont-elles représentées par les semences les plus grosses, dont on sait qu'elles germent plus aisément ? Le feu est donc un outil traditionnel de gestion de la banque de graines, aux plans quantitatif et qualitatif. En retour, la mise à nu du sol entretenue par le sarclage favorise par réchauffement solaire la germination de nouvelles plantules tout au long du cycle de cultures, qui sont à nouveau sarclées. A l'abandon de la parcelle, une partie des semences non encore germées entre alors en jeu et peut donner lieu au développement d'un peuplement très dense, source de bois nécessaire à la distillation du géranium. Comme l'illustre ce système traditionnel de gestion, la réduction du stock de semences au sol par stimulation de la germination peut être obtenue par des pratiques de gestion du couvert qui entraînent un réchauffement brutal (mise à feu) ou plus lent (exposition au soleil) de la couche supérieure du sol. Cette technique a été expérimentée en Afrique du Sud (Hendry et Van Staden, 1982) où la mise à feu a été associée à un traitement phytocide. Le recours à des mycoherbicides pulvérisés sur de jeunes repousses, utilisant notamment *Cylindrobasidium laeve*, est également en cours d'investigation à l'Université de Stellenbosch. Davantage spécifique, il pourrait être utilisé en milieu naturel.

La voie inverse, qui réduit la germination des graines dans le sol, nécessite des techniques culturales ou pastorales bien adaptées. Deux exemples sont fournis dans les Hauts de La Réunion, avec l'utilisation de plantes de couverture, et la gestion de la flore prairiale par des pratiques appropriées de fertilisation et de conduite des troupeaux. Les pratiques qui se rapportent à ces deux exemples sont suffisamment documentées (Balent *et al.*, 1998 ; Blanfort, 1998 ; Perret *et al.*, 1998 ; Perret *et al.*, 1996) pour qu'il soit justifié de les présenter ici en détail. Tout au moins faut-il rappeler que l'utilisation de plantes de couverture ramène au problème des risques d'invasion liés à l'introduction d'espèces choisies en raison de leur caractère pionnier et leur compétitivité à l'égard de la flore en place. Enfin, il faut remarquer que la conversion des friches agricoles en pâtures dans les zones

¹⁶ *Sophora denudata* (Petit Tamarin des Hauts, Papilionacées) est testée en tant que autre légumineuse endémique de La Réunion.

proches d'écosystèmes naturels constitue, si ces pâtures sont bien gérées, un moyen de lutte contre l'extension de l'acacia. Néanmoins, il faut aussi considérer qu'une crise dans les systèmes d'élevage, ou une mauvaise gestion des pâturages pourraient donner lieu à une résurgence de bois d'acacias.

c. Détruire les semenciers sur les fronts d'invasion

Une autre manière de réduire le nombre de graines est de détruire une partie des semenciers. Ceci fait appel à des procédés mécaniques ou chimiques lourds et coûteux. Aussi est-il préférable de cibler ces interventions sur des arbres situés sur le front d'extension et proches des zones naturelles à protéger. Cette démarche s'accorde au principe d'intervention précoce proposé par l'UICN, pour lequel il s'agit d'intervenir rapidement sur les nouveaux foyers d'invasion (Reichard, 1997), d'autant plus si la phase juvénile est courte. Un traitement chimique localisé est ainsi envisageable pour éliminer de jeunes acacias dans les formations éricoïdes d'altitude, ou des arbres adultes présents dans les ravines relevant des milieux naturels de grand intérêt (ex : forêt de Bélouve). Ce type d'action pourrait être confié à des associations placées sous l'encadrement de gestionnaires. La tâche serait de géoréférencer puis de détruire les semenciers rencontrés le long d'un parcours intégrant tout particulièrement les bords de ravines ou sentiers, ainsi que les sites récemment exposés au feu. Cette démarche resterait efficace et peu coûteuse, d'autant qu'elle peut porter sur plusieurs espèces envahissantes.

La lutte mécanique n'est efficace que si les racines sont extirpées ou si la coupe s'effectue au niveau du collet. Dans ce cas, l'utilisation de produits chimiques n'est pas nécessaire (Boucher et Stirton, 1980). En Afrique du Sud, les tiges coupées au-dessus du sol développent de nouvelles pousses et sont traitées avec un herbicide, tel l'acide 2,4-5 trichlorophenoxyacétique (2,4,5-T) en association avec du gas-oil. Le N-(phosphonométhyle) glycine (glyphosate) permet de lutter contre les jeunes plants (Hendry et Van Staden, 1982). L'écorçage reste bien évidemment une méthode très efficace pour tuer les arbres adultes, l'annellation devant être pratiquée à la base du tronc sur une largeur d'environ 10 cm (Boucher et Stirton, 1980).

d. Intervenir au niveau des taches d'invasion : expérimenter une « colonisation assistée » de la végétation indigène

Traiter une tache d'invasion en ne s'intéressant qu'à la partie aérienne de la végétation revient à ne considérer que la forme émergée de la colonisation et reste vain s'il n'est pas assorti de mesures de contrôle de la germination des semences. Ceci renvoie à un niveau d'organisation inférieur de l'invasion qui a été abordé plus haut.

Mais le niveau d'organisation de la tache boisée ouvre d'autres perspectives de lutte. La présence de plantes indigènes au sein de taches d'invasion permet en effet d'envisager la restauration écologique de terrains agricoles aujourd'hui colonisés par cet acacia et restant peu distants des formations naturelles. Une idée simple consiste à créer des corridors entre des lambeaux de forêt primaire, en restaurant de vieux bois d'acacias. Des contacts avaient été pris avec l'ONF pour réaliser des expérimentations dans ce sens, mais n'ont pu être concrétisés à ce jour.

e. Gérer les situations agricoles pour mieux gérer l'invasion

La typologie de trajectoires des unités de milieu en relation avec les dynamiques d'invasion observées dans le Sud montre que ces dernières restent liées aux trajectoires agricoles. L'évolution des situations agricoles retentit sur l'invasion d'*A. mearnsii*.

L'octroi de subventions pour la culture du géranium ne doit plus s'envisager comme une simple forme d'appui à la profession agricole des Hauts mais également comme un outil d'aménagement du

territoire. En effet, les parcelles agricoles abandonnées sont systématiquement envahies (notamment par *A. mearnsii*) et constituent alors de véritables réservoirs de propagules pouvant migrer au sein d'espaces naturels à sauvegarder. De la même manière, les pâtures aménagées sur d'anciennes friches à acacias sont susceptibles, par le jeu des banques de semences au sol, d'être à nouveau colonisées par *A. mearnsii* dans un contexte de récession de l'élevage. L'appui à l'élevage, pour les mêmes raisons que le géranium, prend sur ces sites une importance particulière.

Au-delà de *Acacia mearnsii*, ce point fait apparaître que l'un des moyens les plus sûrs de contrôler les espèces envahissantes est de mettre en place une véritable politique de gestion du territoire.

f. Eviter de nouvelles introductions d'Acacia mearnsii sur l'île

A l'échelle de La Réunion, il est bien sûr recommandé d'éviter l'introduction d'un nouvel écotype de *A. mearnsii*. Une valorisation nouvelle de l'espèce, basée par exemple sur l'utilisation des tannins ou la transformation en charbon de bois, motiverait probablement l'introduction de nouvelles provenances. Or, de telles introductions augmenteraient le risque d'étendre l'invasion de cet acacia à des zones écologiques où les écotypes actuels ne présentent pas de menace.

Pour les mêmes raisons, il est recommandé de ne pas introduire d'espèces d'acacias avec lesquelles *Acacia mearnsii* est susceptible de s'hybrider (ex : *A. baileyana*, *A. decurrens*, *A. irrorata*)

6. DISCUSSION GENERALE SUR L'INVASION DES PAYSAGES AGRICOLES DES HAUTS DE LA REUNION PAR ACACIA MEARNsii

6.1. L'invasion : un concept encore flou

a. Une terminologie hétérogène

L'analyse de la littérature des invasions fait apparaître un flou terminologique dans le concept même d'invasion. Davis et Thompson rattachent ce flou terminologique à trois domaines d'incertitude (Davis et Thompson, 2000). Il n'est en effet pas établi dans quelle mesure une plante est envahissante ou non selon que sa distance de dispersion est grande ou courte (1), sa présence est nouvelle ou au contraire commune dans la région considérée (2), et que son impact est faible ou élevé (3). Il est difficile de lever ces incertitudes sans définir des seuils, d'autant que les données sont encore bien trop éparpillées et rares dans la littérature pour les établir. Les synthèses récentes réalisées dans le domaine de l'écologie des invasions (Lonsdale, 1999; Williamson, 1996) montrent en effet qu'en définitive, peu de progrès majeurs ou décisifs ont été accomplis depuis les premiers travaux de Elton (1958). Le caractère imprécis de la terminologie utilisée dans le champ de l'écologie des invasions a certainement contribué à ralentir l'acquisition de connaissances fondamentales en la matière. L'abondante littérature anglo-saxonne qui traite des invasions de plantes évoque des termes très divers tels que *alien*, *exotic*, *invasive*, *nonindigenous*, *imported*, *weedy*, *introduced*, *non-native*, *immigrant*, *colonizer*, *naturalized* sans pour autant être toujours définis alors qu'ils ont chacun un sens particulier qui a été présenté dans la première partie de cette thèse.

A La Réunion, ces difficultés terminologiques augmentent avec l'emploi du terme de « peste végétale », dont le sens reste difficile à circonscrire, dépend des groupes d'acteurs qui l'utilisent, et a subi une évolution ces dernières années. Terme quelques années plus tôt réservé aux seules plantes prenant appui sur la végétation en place pour se développer (ex : *Rubus alceifolius*), il s'est ensuite étendu aux espèces compromettant la régénération des formations indigènes (ex : *Hedychium gardnerianum*). Le renvoi naguère implicite du terme de peste végétale aux formations végétales indigènes s'est lui-même atténué ces toutes dernières années. Aujourd'hui, il est question d'envisager

des programmes de lutte contre *Ulex europaeus*, qui envahit pâtures et formations éricoïdes d'altitude. Nous espérons que notre travail contribuera à renforcer cette évolution, en faveur de la disparition des frontières fictives entre l'espace rural et l'espace forestier dans les processus d'invasion de plantes.

b. Invasion et colonisation

Peut-on véritablement parler d'invasion dans le cas de la colonisation actuelle des friches agricoles par *A. mearnsii* dans les Hauts de la Réunion ? Ici repose sans doute en partie l'attitude dubitative de certains acteurs des Hauts de La Réunion sur le fait que l'on puisse inclure cet arbre ancré aux paysages ruraux dans la catégorie des plantes envahissantes. Au-delà de cet exemple et sans même aller jusqu'à évoquer les aspects d'impact, il est clair que dans aucune définition, le concept d'invasion ne fait référence à seuil d'éloignement entre aire d'origine et aire d'invasion. Certaines invasions se manifestent depuis des distances très courtes, d'autres au contraire depuis des distances très lointaines, et sont alors appelées à porter sur des régions nouvelles.

Dans le cas des Hauts de La Réunion, la difficulté tient au fait qu'aucune donnée ne permet de connaître le positionnement géographique des premiers foyers d'invasion, qui ont probablement été nombreux à la faveur de la déprise du géranium, ni de savoir de quelle manière leurs apparitions se sont succédé dans le temps. Aussi, les limites entre invasion et colonisation peuvent apparaître floues. Néanmoins, l'étude des dynamiques de l'acacia montre que des zones rurales entières autrefois inoccupées par cet arbre en sont aujourd'hui couvertes. De plus, ce terme se justifie parfaitement lorsque l'on fait référence aux espaces naturels d'altitude où cet arbre s'étend.

c. Invasion et succession

Le mot succession désigne le processus de colonisation d'un biotope par des êtres vivants et les changements dans le temps de la composition floristique et faunistique d'une station après une perturbation destructrice (Lepart et Escarre, 1983). La notion de succession comprend les modifications de la végétation (ou de la faune) produites par des perturbations récurrentes d'origine anthropique, et il s'agit alors de succession régressive (Lepart et Escarre, 1983). Conformément à cette définition, la colonisation de milieux associés à de telles perturbations par une espèce « nouvelle », dès lors envahissante au sens de Williamson (1996), rentre donc dans le domaine de la succession.

Conceptuellement, invasion et succession se rejoignent dans la mesure où selon la vision odumienne tout au moins, les deux processus donnent lieu à un état au moins temporairement stable avec un maximum de biomasse. Le modèle de la composition floristique initiale proposé par Egler (cité par Lepart et Escarre, 1983) semble ici validé dans la situation où les parcelles mises en friches disposent d'une banque de graines en *A. mearnsii*. Dans notre cas, la succession qui s'opère est en quelque sorte jugulée par le développement d'*A. mearnsii*, cela d'autant plus rapidement que cette espèce est présente sous la forme d'une banque de graines au sol. Conformément à l'opinion de Davis et ses collaborateurs (2000) selon lesquels l'invasion relève de l'utilisation nouvelle d'une ressource (soit nouvellement libérée, soit nouvellement mobilisée), la succession qui s'opère dans les parcelles agricoles abandonnées favorise la dominance d'une espèce capable d'utiliser des ressources jusque là non mobilisées. Au-delà de la symbiose à *Rhizobium* que manifeste la plante étudiée, une forte pénétration racinaire pourrait être ici invoquée. C'est à la faveur de ses atouts biologiques permettant d'atteindre de nouvelles ressources du sol qu'*A. mearnsii* donnerait ainsi lieu à une succession régressive.

On est également ici en conformité avec le modèle de tolérance de Connell et Slatyer (1977) selon lequel les espèces se remplacent en fonction de leur capacité à exploiter un niveau de ressources de plus en plus faible. Au demeurant, on peut supposer que les réserves de bois sur pied que représentaient les premiers bois d'acacias plantés par les colons dans les années 1940 et 1950 étaient

situés dans les terrains les plus pauvres de l'exploitation (notamment en bordure de ravine où la lixiviation des éléments minéraux est forte), où cette plante était capable plus qu'une autre de se satisfaire d'un faible niveau de ressources.

6.2. Référence à une paléo-invasion d'un autre acacia à La Réunion

L'exemple de *A. heterophylla* fournit une illustration montrant que la forêt réunionnaise est vraisemblablement sous l'effet d'invasions naturelles assez récentes. Environ 30 % de la flore indigène réunionnaise dérive d'espèces afro-malgaches (Cadet, 1980), mais certaines plantes de l'Archipel des Mascareignes (ex : *Astelia hemychrisa*, *Myoporum mauritianum*, *Abrotanella rhynchocarpa*, *Sophora denudata* et *Acacia heterophylla*) sont apparentées à des espèces de l'est de l'océan Indien (Australie, Nouvelle-Zélande, Indonésie). Relevant de branches phylogénétiques très différentes, ces plantes qui ont naturellement colonisé La Réunion ont sans doute, du fait de leurs traits biologiques nouveaux par rapport à la flore déjà en place, introduit d'importants changements.

De nombreuses indications semblent notamment montrer que les faciès actuels à *A. heterophylla* résultent d'une invasion relativement récente d'*A. melanoxylon*, originaire du sud-est de l'Australie. Il serait intéressant d'étudier la dynamique actuelle des faciès à *A. heterophylla*, la présence fréquente de groupes d'arbres de cette espèce au sein de la forêt de bois de couleurs d'altitude laissant penser que l'hypothèse de Cadet selon laquelle on assiste à une reconquête des forêts de bois de couleurs sur les formations monodominantes d'*A. heterophylla* (et non l'inverse) mérite d'être reconsidérée avec attention. De nouveaux éléments sont à prendre en compte, notamment les analyses génétiques récentes (Coulaud *et al.*, 1995), mais également les données portant sur l'évolution de la flore australienne sous l'effet de l'usage du feu par les premiers aborigènes (Bruzese, comm. pers.), dont la colonisation ne remonte qu'à quelques 40.000 ans au plus. *Acacia melanoxylon*, arbre à phyllodes, pourrait être le produit d'une évolution liée à l'utilisation du feu par les arborigènes. On remarque que si, en Australie, la forêt mixte prend peu à peu le pas sur les acacias pionniers, c'est par disparition rapide de ces derniers sous l'effet des parasites et ravageurs. Sous formation d'*A. heterophylla*, ce type de mortalité naturelle n'est pas observé, même pour des arbres manifestement très âgés. Le cas de la dynamique de *A. heterophylla* est intéressant dans ce sens où il représente un processus qui, si l'on se place à l'échelle de quelques dizaines de milliers d'années, correspond à une invasion pour laquelle l'impact reste aujourd'hui majeur, si l'on en juge par l'étendue des formations monodominantes à *A. heterophylla*, qui couvrent plus de 3000 ha (source : ONF).

Qu'en adviendra-t-il au sein des paysages agricoles et forestiers avec l'invasion de *Acacia mearnsii*, dont la plasticité apparaît supérieure à celle d'*Acacia melanoxylon*, si aucun programme de lutte n'est engagé à son encontre ?

CONCLUSION GENERALE

Ce travail de thèse illustre l'intérêt d'étudier un processus d'invasion à l'interface d'une plante, d'un milieu et d'une histoire pour bien identifier et comprendre les mécanismes en jeu.

Il confirme la nécessité de se situer à plusieurs niveaux d'organisation, tant pour analyser les mécanismes d'invasion proprement dits que pour en apprécier les conséquences sur différentes composantes de la biodiversité. A un niveau d'organisation donné, l'effet de l'invasion peut être occulté par d'autres facteurs d'organisation des systèmes écologiques, et n'apparaître qu'à des niveaux d'organisation inférieurs ou supérieurs. La dualité entre milieux forestiers primaires et espaces anthropiques masque ainsi l'effet de l'invasion de *Acacia mearnsii* quand on considère la totalité du versant sous le vent de La Réunion. Par contre, quand on se limite à la frange altitudinale relative à l'invasion, les effets sur la biodiversité se manifestent plus clairement, les oiseaux et les plantes étant déplacés ou non par l'acacia. Au sein de cette zone, la distinction de faciès d'invasion permet d'affiner plus encore cet effet. A ce niveau, la réponse des espèces peut varier avec le grain d'analyse. Au niveau des taches d'invasion, des effets spatiaux peuvent enfin se manifester, en relation avec l'éloignement à la lisière ou à d'autres types de taches (ex ; reliques de forêt primaire). Enfin, l'âge de la tache influe sur la richesse spécifique des communautés présentes.

Pour réaliser ce diagnostic selon plusieurs niveaux d'organisation et expliquer la variabilité des assemblages d'espèces en situation d'invasion, une démarche basée sur l'échantillonnage des communautés et le recours à des analyses multivariées se révèle très efficace.

A la lueur de cette étude, il nous apparaît donc peu fondé d'évoquer l'impact d'une invasion biologique sans préciser le niveau d'organisation auquel on se réfère. Pourtant, les acteurs confrontés aux invasions de plantes à La Réunion situent leur discours à des niveaux d'organisation parfois très différents les uns des autres, en fonction de leurs cadres de représentation les plus habituels.

Sous un angle biologique, les données chiffrées portant sur la fréquence d'occurrence, les surfaces couvertes, l'amplitude altitudinale et l'altitude maximale placent toutes *Acacia mearnsii* au premier rang des espèces ligneuses exotiques naturalisées à La Réunion. Le diagnostic réalisé à partir de groupes taxonomiques utilisés comme bio-indicateurs montre que les dynamiques d'invasion et l'impact sur la biodiversité peuvent être de grande ampleur à certains niveaux d'organisation. A un rythme certes plus lent qu'en milieu rural où il envahit pâtures et cultures, cet acacia colonise également plusieurs types d'écosystèmes naturels (ravines en forêt mésotherme hygrophile, végétation éricoïde) dont il modifie la biodiversité.

Mais sous un angle sociologique, cet arbre associé à l'identité des Hauts de La Réunion d'une part, encore peu présent dans les forêts de bois de couleurs d'autre part, n'est pas désigné comme une *peste végétale*, terme local qui traduit une préoccupation consensuelle. *Acacia mearnsii* ne relève pas d'un conflit d'intérêt, comme c'est le cas du Goyavier de Chine (*Psidium cattleianum*) ou du Faux-poivrier (*Schinus terebenthifolius*) qui fournit des fruits commercialisés à La Réunion. Néanmoins, sa perception se heurte à une dualité de représentations : l'arbre aimé, vestige de l'âge d'or des Hauts, et l'arbre craint, menace pour les paysages agricoles et, à plus long terme, pour les milieux naturels d'altitude.

Face à cette dualité de représentations, il importe de réunir les acteurs (décideurs, gestionnaires, utilisateurs) confrontés à cette invasion et, en respectant la complémentarité de leurs points de vue, de s'accorder sur des décisions d'intervention prises sur la base d'objectifs de gestion et d'éléments de

cette étude. Le fort impact et la rapidité de la dynamique de l'invasion de *A. mearnsii* au sein des paysages agricoles rendent cette confrontation nécessaire et urgente.

Le diagnostic de l'invasion de *Acacia mearnsii* dans les paysages agricoles des Hauts de La Réunion étant maintenant réalisé, une première démarche pourrait consister à étudier les possibilités de contrôler la production de semences par l'introduction de cécidomyies hautement spécifiques, et de valoriser la biomasse représentée par les bois d'acacias (copeaux, charbon, bois de chauffe). Une seconde pourrait être d'identifier des procédés de lutte biologique visant à détruire les individus issus des banques de semences.

Les récents travaux publiés sur les plantes envahissantes nous paraissent mettre en évidence la rencontre de deux processus. D'une part, une invasion procède d'une forte allocation des ressources à la reproduction. D'autre part, ces ressources apparaissent plus accessibles, et mieux valorisées par la plante envahissante que par les communautés végétales autochtones. Dans les deux processus, la plante bénéficie de traits biologiques prédisposants. Pour le premier, ces traits sont modélisables quelque soit le milieu, mais ce n'est pas vrai du second. On sait qu'une invasion n'est jamais prédictible, mais qu'une espèce ayant déjà envahi certains territoires se révélera apte à en envahir de nouveaux. On peut interpréter cela en émettant l'hypothèse que ces plantes ont des facilités d'accès à des ressources-clés qui, dans la mesure où les conditions de reproduction sont parfaitement assurées, leur confèrent des avantages majeurs sur la végétation autochtone et donnent ainsi lieu à des invasions.

On peut dès lors penser que la caractérisation de communautés indigènes du point de vue de leur niveau d'accès aux ressources peut constituer un champ prometteur de la recherche sur les invasions biologiques, en particulier dans les systèmes insulaires où la dysharmonie des assemblages d'espèces a été souvent relevée.

En conclusion, la thèse réunit des éléments de diagnostic qu'il convient de traduire pour être mis à disposition des décideurs, et convenir de modalités d'intervention contre l'invasion de *Acacia mearnsii*.

Elle traduit également la nécessaire prise en compte des cadres de représentation des différents acteurs confrontés à l'invasion, et la nécessaire explicitation des niveaux d'organisation auxquels ces acteurs font référence.

Elle constitue enfin une contribution à la compréhension de l'invasion de paysages agricoles par des plantes ligneuses exotiques et de ses conséquences sur la biodiversité .

La démarche utilisée pourrait maintenant être appliquée à d'autres espèces arbustives envahissantes présentes à La Réunion (ex : *Dichrostachys cinerea*, *Leucaena leucocephala*, *Schinus terebenthifolius*, *Ulex europaeus*) qui envahissent des espaces agricoles ou post-agricoles, mais constituent également, comme *Acacia mearnsii*, une menace pour la conservation de certains milieux primaires.

Enfin, cette étude conduite sur *Acacia mearnsii* pourrait être prolongée par une meilleure compréhension des processus d'invasion en intégrant le niveau d'organisation génétique. Il serait par exemple intéressant d'étudier l'interaction génotype – environnement sur des caractères liés à la capacité à envahir.

REFERENCES BIBLIOGRAPHIQUES

- 1 Adair, R.J., Naser, S. et Kolesik, P. (2000). Australian seed-preventing gall midges (Diptera : Cecidomyiidae) as potential biological control agents for invasive *Acacia* spp. in South Africa. In N.R. Spencer. (Ed.) *Proceedings of the X International Symposium on Biological Control of Weeds (4-14 Juillet 1999)*. Montana State University, Bozeman, Montana, Etats-unis, p. 605-613
- 2 Adler, G.H. (1994). Avifaunal diversity and endemism on tropical Indian Ocean islands. *Journal of Biogeography*, 21: 85-95.
- 3 Allen, J.A. (1998). Mangroves as alien species : the case of Hawaii. *Global Ecology and Biogeography Letters*, 7: 61-71.
- 4 Allen, T.F.H. (1987). Hierarchical complexity in ecology : a noneuclidean conception of the data space. *Vegetatio*, 69: 17-25.
- 5 Allen, T.F.H. et Starr, T.B. (1982). *Hierarchy : perspectives for ecological complexity*. The University of Chicago Press, Chicago, Etats-Unis, 310 p.
- 6 Anonyme (1923). *Annonce de vente de plants au Jardin Botanique Colonial*. Jardin Botanique Colonial, Saint-Denis, La Réunion, 323 p.
- 7 Anonyme (1934). *Procès-verbal de la séance du mardi 2 octobre 1934*. Chambre d'Agriculture de La Réunion, Saint-Denis, La Réunion, 360-369 p.
- 8 Anonyme (1950). *Lutte contre l'érosion : enquête relative à la dégradation des sols à la Réunion*. Direction des Services Agricoles, Défense et Restauration des Sols, Saint-Denis, La Réunion, 18 p.
- 9 Arnold, G.W. (1983). The influence of ditch and hedgerow structure, length of hegerows, and area of woodland and garden on bird numbers on farmland. *Journal of Applied Ecology*, 20: 731-750.
- 10 Aronson, J., Dhillon, S. et Le Floch, E. (1995). On the need to select an ecosystem of reference, however imperfect : a reply to Pickett and Parker. *Restoration Ecology*, 3 (1): 1-3.
- 11 Aronson, J., Floret, C., Le Floch, E., Ovalle, C. et Pontanier, R. (1993). Restoration and rehabilitation of degraded ecosystems in arid and semi-arid lands. I. A view from the South. *Restoration Ecology*, 1: 8-17.
- 12 Auerbach, M. et Shmida, A. (1993). Vegetation change along an altitudinal gradient on Mt Hermon, Israel - no evidence for discrete communities. *Journal of Ecology*, 81: 25-33.
- 13 Auld, T.A. et Bradstock, R.A. (1996). Soil temperatures after the passage of a fire : do they influence the germination of buried seeds ? *Australian Journal of Ecology*, 21: 106-109.
- 14 Austin, F.A. (1978). Exotic plants and their effects in southeastern Florida. *Environmental Conservation*, 5 (1): 25-34.
- 15 Baker, H.G. (1965). Characteristics and modes of origin of weeds. In H.G. Baker et C.L. Stebbins (Ed.) *The genetics of colonizing species*. Academic Press, New York, Etats-Unis, p. 147-169.
- 16 Baldwin, P.H. et Fagerlund, G.O. (1943). The effect of cattle grazing on koa reproduction in Hawaii National Park. *Ecology*, 24 (1): 118-122.
- 17 Balent, G. (1991). Construction of a reference frame for studying changes in species composition in grasslands : the example of an old-field succession. *Options méditerranéennes - Série Séminaires*, 15: 73-81.
- 18 Balent, G. (1994). La qualité des systèmes écologiques : le point de vue de l'écologue. *Etudes et Recherches sur les Systèmes Agraires et le Développement*, 28: 259-266.
- 19 Balent, G. (1994). Modélisation des processus biologiques pour le diagnostic à finalité de gestion. In INRA-SAD (Ed.) *Rapport d'activités scientifiques 1990-1993*. INRA, Toulouse, France, p. 81-86.
- 20 Balent, G. et Courtiade, B. (1992). Modelling bird communities/landscape patterns relationships in a rural area of South-Western France. *Landscape Ecology*, 6 (3): 195-211.
- 21 Balent, G., Alard, D., Blanfort, V. et Gibon, A. (1998). Activités de pâturage, paysages et biodiversité. *Ann. Zootechn.*, 47: 419-429.
- 22 Balent, G., Alard, D., Blanfort, V. et Poudevigne, I. (1999). Pratiques de gestion, biodiversité floristique et durabilité des prairies. *Fourrages*, 160: 385-402.
- 23 Banerji, R., Chowdhury, M.G. et S.K., N. (1988). Chemical composition of *Acacia* seeds. *Journal of the American Oil Chemists Society*, 65: 1959-1960.
- 24 Barbault, R. (1995). *Ecologie des peuplements - Structure et dynamique de la biodiversité*. Masson, Paris, France, 273 p.
- 25 Barbour, L. (2000). *Tannin and fuel wood from plantation grown bipinnate acacias*. Rural industries Research and Development Corporation, Kingston, Australie, 60 p.
- 26 Barnea, A., Yom-Tov, Y. et Friedman, J. (1991). Does ingestion by birds affect seed germination ? *Functional Ecology*, 5: 394-402.

- 27 Barré, N. (1983). Distribution et abondance des oiseaux terrestres de l'Île de la Réunion (Océan Indien). *Revue d'Ecologie (Terre et Vie)*, 37: 37-83.
- 28 Barré, N., Barau, A. et Jouanin, C. (1996). *Oiseaux de La Réunion*. Editions du Pacifique, Paris, France, 207 p.
- 29 Baruch, Z. (1984). Ordination and classification of vegetation along an altitudinal gradient in the Venezuelan paramos. *Vegetatio*, 55: 115-126.
- 30 Baskin, C.C. et Baskin, J.M. (2001). *Seeds : ecology, biogeography, and evolution of dormancy and germination*. Academic Press, Londres, Royaume-Uni, 666 p.
- 31 Bass, B., Hansell, R. et Choi, J. (1998). Towards a simple indicator of biodiversity. *Environmental Monitoring and Assessment*, 49: 337-347.
- 32 Bass, D.A. (1990). Dispersal of an introduced shrub (*Crataegus monogyna*) by the brush-tailed possum (*Trichosurus vulpecula*). *Australian Journal of Ecology*, 15: 227-229.
- 33 Bastian, O. (1998). Landscape-ecological goals as guiding principles to maintain biodiversity at different planning scales. *Ekologia (Bratislava)*, 17 (1): 49-61.
- 34 Beals, E.W. (1969). Vegetation change along altitudinal gradients. *Science*, 165: 981-985.
- 35 Beerling, D.J. (1995). General aspects of plant invasions : an overview. In P. Pysek, K. Prach, M. Rejmanek et M. Wade (Ed.) *Plant invasions : general aspects and special problems*. SPB Academic Publishing, Amsterdam, Pays-Bas, p. 237-247.
- 36 Belon, D. (1999). *Tableau économique de La Réunion : édition 2000*. Saint-Denis, La Réunion, 242 p.
- 37 Benda, P. (1956). Recherche d'un équilibre sylvo-pastoral à la Réunion. *Revue Agricole de l'Île de la Réunion*, Juillet-Août: 141-154.
- 38 Berg, A. (1997). Diversity and abundance of birds in relation to forest fragmentation, habitat quality and heterogeneity. *Bird Study*, 44: 355-366.
- 39 Bianchetti, A. et Ramos, A. (1982). Comparacao de tratamentos para superar a dormencia de sementes de acacia-negra (*Acacia mearnsii* De Wild.). *Boletim de Pesquisa Florestal*, 4: 101-111.
- 40 Bibby, C.J., Burgess, N.D. et David, A.H. (1992). *Bird Census Techniques*. Academic Press, Londres, Royaume-Uni, 257 p.
- 41 Binggeli, P. (1996). A taxonomic, biogeographical and ecological overview of invasive woody plants. *Vegetation Science*, 7: 121-124.
- 42 Blake, J. (1987). Species-area relationships of winter residents in isolated woodlots. *The Wilson Bulletin*, 99 (2): 243-252.
- 43 Blandin, P. (1986). Bio-indicateurs et diagnostic des systèmes écologiques. *Bulletin d'Ecologie*, 17 (4): 215-307.
- 44 Blandin, P. et Lamotte, M. (1985). Ecologie des systèmes et aménagement : fondements théoriques et principes méthodologiques. In P. Blandin et M. Lamotte (Ed.) *Fondements rationnels de l'aménagement d'un territoire*. Masson, Paris, France, p. 139-162.
- 45 Blanfort, V. (1998). *Agroécologie des pâturages d'altitude à l'île de La Réunion. Pratiques d'éleveurs et durabilité des ressources herbagères dans un milieu à fortes contraintes*. Thèse de 3ème cycle, Université de Paris-Sud, Orsay, France, 299 p.
- 46 Bleakley, S. et Matheson, C. (1992). Patterns of morphological variation in seedlings of *Acacia mearnsii* De Wild. *Commonwealth-Forestry-Review*, 71 (2): 101-109.
- 47 Blondel, J. (1995). *Biogéographie : approche écologique et évolutive*. Masson, Paris, France, 297 p.
- 48 Blondel, J., Ferry, C. et Frochot, B. (1970). La méthode des indices ponctuels d'abondance (I.P.A.) ou des relevés d'avifaune par "stations d'écoute". *Alauda*, 38 (1): 55-71.
- 49 Blondel, J., Ferry, F. et Frochot, F. (1973). Avifaune et végétation : essai d'analyse de la diversité. *Alauda*, 41: 63-84.
- 50 Blondel, J., Chessel, D. et Frochot, B. (1988). Bird species impoverishment, niche expansion, and density inflation in Mediterranean island habitats. *Ecology*, 69 (6): 1899-1917.
- 51 Böhning-Gaese, K., Burkhardt, J.F. et Schmid, J. (1996). Seed dispersal in the tree *Commiphora Guillaumini* : a combination of ornithochory and mirmecochory in a dry tropical forest in western Madagascar. In J.V. Ganzhorn et J.-P. Sorg (Ed.) *Ecology and economy of a tropical dry forest in Madagascar*. Göttingen, Allemagne, p. 305-310.
- 52 Boland, D.J., Brooker, M.I.H., Chippendale, G.M., Hall, N., Hyland, B.P.M., Johnston, R.D., Kleinig, D.A. et Turner, J.D. (1984). *Forest trees of Australia*. CSIRO, National Library of Australia, East Melbourne, Australie, 687 p.
- 53 Bond, P. et Goldblatt, P. (1984). Plants of the Cape - a descriptive catalogue. *Journal of South African Botany*, 13: 1-455.
- 54 Booth, T.H. (1988). Climatology of *Acacia mearnsii*. 2. Homocline analysis of potential trial sites in China. *New Forests*, 2: 31-40.

- 55 Booth, T.H. (1997). Climatic factors. In A.G. Brown et H.C. Ko (Ed.) *Black Wattle and its utilisation*. RIRDC, Kingston, Jamaïque, p. 13-17.
- 56 Bosser, J. (1969). *Graminées des pâturages et des cultures à Madagascar*. ORSTOM, Tananarive, 440 p.
- 57 Bosser, J., Cadet, T., Gueho, J., Julien, H.R. et Marais, W. (1980). *Flore des Mascareignes : Réunion, Maurice, Rodrigues*. MSIRI, ORSTOM, Royal Botanic Garden.
- 58 Boucher, C. et Stirton, C.H. (1980). *Plant invaders : beautiful but dangerous*. Department of Nature and Environmental Conservation of the Cape Provincial Administration, Cape Town, Afrique du Sud, 91 p.
- 59 Bouillie, J. (2001). *Orientations Régionales Forestières : Ile de La Réunion - Gestion durable et intégrée des milieux naturels forestiers et développement stratégique des entreprises locales du bois - Version provisoire*. ONF, Saint-Denis, La Réunion, 59 p.
- 60 Bouxin, G. (1975). Ordination and classification in the savanna vegetation of the Akagera Park (Rwanda, Central Africa). *Vegetatio*, 29 (3): 155-167.
- 61 Brahmachary, R.L. (1980). On the germination of seeds in the dung balls of the african elephant in the Virunga National Park. *Revue d'Ecologie (Terre et Vie)*, 34: 139-141.
- 62 Braithwaite, R.W., Lonsdale, W.M. et Estbergs, J.A. (1989). Alien vegetation and native biota in tropical Australia : the impact of *Mimosa pigra*. *Biological Conservation*, 48: 189-210.
- 63 Brasseul, J. (1999). Une approche historique du développement économique de La Réunion. In (Ed.) 1946 : *La Réunion, Département, regards sur la Réunion Contemporaine*. L'Harmattan - Université de La Réunion, p. 53-61.
- 64 Bréon, N. (1820). *Catalogue des plantes cultivées aux Jardins Botaniques et de Naturalisation de l'Ile Bourbon*. Editions Lahuppe, Saint-Denis, La Réunion, 58 p.
- 65 Breuil, P., Hoareau, A., Hoareau, J.M. et Payet, J. (1988). *La culture du géranium dans les Hauts de l'Ouest : s'adapter ou disparaître*. DESS Aménagement et Gestion de l'Espace, Université de La Réunion, 98 p.
- 66 Brock, J.H. et Farkas, M.C. (1997). Alien woody plants in a sonoran desert urban riparian corridor : an early warning system about invasiveness ? In J.H. Brock, M. Wade, P. Pysek et D. Green (Ed.) *Plant invasions : studies from North America and Europe*. Blackhuys Publishers, Leiden, Pays-Bas, p. 19-35.
- 67 Brosset, A. (1997). Peuplement en oiseaux des plantations d'eucalyptus dans la région de Pointe Noire, Congo. *Revue d'Ecologie (Terre et Vie)*, 52: 133-151.
- 68 Brouwers, M. (1982). *Le milieu physique et les sols de la zone de moyenne altitude de Saint-Paul*. IRAT, Saint-Denis, La Réunion, 49 p.
- 69 Brown, J. et Carter, J. (1998). Spatial and temporal patterns of exotic shrub invasion in an Australian tropical grassland. *Landscape Ecology*, 13: 93-102.
- 70 Brown, J.H. (1989). Patterns, modes and extents of invasions by vertebrates. In D. Drake, H.A. Mooney, F. Di Castri, R.H. Groves, F.J. Kruger, M. Rejmanek et M. Williamson (Ed.) *Biological invasions : a global perspective*. John Wiley & Sons, Londres, Royaume-Uni, p. 85-109.
- 71 Brown, J.R. et Archer, S. (1999). Shrub invasion of grassland : recruitment is continuous and not regulated by herbaceous biomass or density. *Ecology*, 80 (7): 2385-2396.
- 72 Bruce, K.A., Cameron, G.N., Harcombe, P.A. et Jubinsky, G. (1997). Introduction, impact on native habitats, and management of a woody invader, the Chinese Tallow Tree, *Sapium sebiferum* (L.) Roxb. *Natural Areas Journal*, 17 (3): 255-260.
- 73 Brunel, E. et Cancela Da Fonnseca, J.P. (1976). Vie de la société : concept de la diversité dans les écosystèmes complexes (Table ronde tenue à l'occasion du colloque sur les écosystèmes bocagers à Rennes en 1976). *Bull. Ecol.*, 10 (2): 147-163.
- 74 Buist, M., Yates, C.J. et Ladd, P.G. (2000). Ecological characteristics of *Brachychiton populneus* (Sterculiaceae) (kurrajong) in relation to the invasion of urban bushland in south-western Australia. *Austral Ecology*, 25: 487-496.
- 75 Burbidge, N.T. et Gray, M. (1970). *Flora of the Australian Capital Territory*. Australian National University Press, 447 p.
- 76 Cadenasso, M.L., Traynor, M.M. et Pickett, S.T.A. (1997). Functional location of forest edges : gradients of multiple physical factors. *Canadian Journal Forestry Research*, 27: 774-782.
- 77 Cadet, T. (1980). *La végétation de l'île de la Réunion : étude phytoécologique et phytosociologique*. Thèse de doctorat, Université d'Aix-Marseille, 362 p.
- 78 Carcaillat, C. (1993). Les plantes allochtones envahissantes de l'archipel Crozet, Océan Austral. *Revue d'Ecologie (Terre et Vie)*, 48: 3-20.
- 79 Cardinale, B.J., Nelson, K. et Palmer, M.A. (2000). Linking species diversity to the functioning of ecosystems : on the importance of environmental context. *Oikos*, 91: 175-183.
- 80 Casal, J.F., Reigosa, M.J. et Carballeira, A. (1985). Potentiel allélopathique de *Acacia dealbata* Link. *Revue d'Ecologie et de Biologie du Sol*, 22 (1): 1-12.

- 81 Catteau, P. et Catteau, C. (1999). Révolution épidémiologique et démographique à La Réunion. In (Ed.) 1946 : *La Réunion, Département, regards sur la Réunion Contemporaine*. L'Harmattan - Université de La Réunion, p. 373-384.
- 82 Cauderon, A. (1995). *Biodiversité et environnement*. Lavoisier, Paris, France, 88 p.
- 83 Cavanagh, A.H. (1980). A review of some aspects of the germination of acacias. *Proceedings of the Royal Society of Victoria*, 91: 161-180.
- 84 Cazanove, M. (1999). *Hiérarchisation des plantes invasives à La Réunion*. Mémoire de maîtrise de biologie des populations et des écosystèmes, Université Montpellier II, Montpellier, France, 39 p.
- 85 CEMAGREF (1981). *Reboisement et paysage*. CEMAGREF, Nogent sur Vernisson, 112 p.
- 86 Chapin, F.C., Osvaldo, E.S., Burke, I.C., Grime, J.P., Hooper, D.U., Lauenroth, W.K., Lombard, A., Mooney, H.A., Mosier, A.R., Naeem, S., Pacala, S.W., Roy, J., Steffen, W.L. et Tilman, D. (1998). Ecosystem consequences of changing biodiversity. *BioScience*, 48 (1): 45-52.
- 87 Chapin, F.S., Zavaleta, E., Eviner, V.T., Naylor, R.L., Vitousek, P.M., Reynolds, H.L., Hooper, D.U., Lavorel, S., Sala, O.E., Hobbie, S.E., Mack, M.C. et Diaz, S. (2000). Consequences of changing biodiversity. *Nature*, 405: 234-242.
- 88 Chapuis, J.L., Barnaud, G., Bioret, F., Lebouvier, M. et Pascal, M. (1995). L'éradication des espèces introduites, un préalable à la restauration des milieux insulaires. Cas des îles françaises. *Natures - Sciences - Sociétés*, Hors-Série: 51-65.
- 89 Cheke, A.S. (1987). An ecological history of the Mascarene Islands, with particular reference to extinctions and introductions of land vertebrates. In A.W. Diamond (Ed.) *Studies of Mascarene Islands birds*. University Press, Cambridge, Royaume-Uni, p. 5-89.
- 90 Chessel, D. (1992). *Echanges interdisciplinaires en analyse des données écologiques*. Mémoire pour l'obtention de l'habilitation à diriger des recherches, Université Claude Bernard - Lyon I, Lyon, 108 p.
- 91 Chessel, D. et Mercier, P. (1993). Couplage de triplets statistiques et liaisons espèces-environnement. In J.-D. Lebreton et B. Asselain (Ed.) *Biométrie et environnement*. Masson, Paris, France, p.
- 92 Chessel, D., Lebreton, J.-D. et Prodon, R. (1982). Mesures symétriques d'amplitude d'habitat et de diversité intra-échantillon dans un tableau espèces-relevés : cas d'un gradient simple. *Comptes-Rendus de l'Académie des Sciences de Paris*, 295: 83-88.
- 93 Chessel, D., Thioulouse, J., Dolédec, S. et Olivier, J.M. (1996). *ADE-4 Documentation thématique*. CNRS Université Lyon 1, Lyon, p.
- 94 Chevennement, R. (1990). La colonisation végétale d'un champ de lave de la Réunion. *Comptes-Rendus de la Société de Biogéographie*, 66 (2): 47-63.
- 95 Chou, C.H., Fu, C.Y., Li, S.Y. et Wang, Y.F. (1998). Allelopathic potential of *Acacia confusa* and related species in Taiwan. *Journal of chemical ecology*, 24 (12): 2131-2149.
- 96 Cleverly, J.R., Smith, S.D., Sala, A. et Devitt, D.A. (1997). Invasive capacity of *Tamarix ramosissima* in a Mojave Desert floodplain : the role of drought. *Oecologia*, 111: 12-18.
- 97 Coblenz, B.E. (1990). Exotic organisms : a dilemma for conservation biology. *Conservation Biology*, 4 (3): 261-265.
- 98 Collard, S.B. (1996). *Alien invaders : the continuing threat of exotic species*. Franklin Watts, New York, Etats-Unis, 144 p.
- 99 Conant, P., Medeiros, A.C. et Loope, L.L. (1997). A multiagency containment program for *Miconia (Miconia calvescens)*, an invasive tree in hawaiian rain forests. In J.O. Luken et J.W. Thieret (Ed.) *Assessment and management of plant invasions*. Springer, New York, Etats-Unis, p. 249-254.
- 100 Connell, J.H. et Slatyer, R.O. (1977). Mechanisms of succession in natural communities and their role in community stability and organization. *The American Naturalist*, 111: 1119-1144.
- 101 Cook, S. (1998). A diversity of approaches to the study of species richness. *Trends in Ecology and Evolution*, 13 (9): 340-341.
- 102 Costello, D.A., Lunt, I.D. et Williams, J.E. (2000). Effects of invasion by the indigenous shrub *Acacia sophorae* on plant composition of coastal grasslands in south-eastern Australia. *Biological Conservation*, 96: 113-121.
- 103 Coulaud, J., Brown, S.C. et Siljak-Yakovlev, S. (1995). First cytogenetic investigation in populations of *Acacia heterophylla*, endemic from La Reunion Island, with reference to *A. melanoxylon*. *Annals of Botany*, 75: 95-100.
- 104 Crawley, M.J. (1996). Ecology of invasive plants : synthesis of session 1. In H.J.H. Moran V.C. (Ed.) *IX international symposium on biological control of weeds*. University of Cape Town, Stellenbosch, Afrique du Sud, p. 57-60.
- 105 Cronk, Q.C.B. (1989). The past and present vegetation of St Helena. *Journal of Biogeography*, 16: 47-64.
- 106 Cronk, Q.C.B. et Fuller, J.L. (1995). *Plant invaders : the threat to natural ecosystems*. Chapman & Hall, Londres, Royaume-Uni, 241 p.

- 107 Cuddihy, L.W. et Stone, C.P. (1990). *Alteration of native hawaiian vegetation. Effects of humans, their activities and introductions*. University of Hawaii Press, Honolulu, Hawaii, 138 p.
- 108 Cunningham, T.M. et Cremer, K.W. (1965). Control of the understorey in wet eucalyptus forests. *Australian Forestry*, 71: 91-136.
- 109 Curry, G.N. (1991). The influence of proximity to plantation edge on diversity and abundance of bird species in an exotic pine plantation in North-eastern New South Wales. *Wildlife Resources*, 18: 299-314.
- 110 DAF REUNION (1995). *Résultats du recensement général de l'agriculture 1988-1989. Résultats cumulés pour les lieux-dits des communes de Saint-Leu et de Saint-Paul*. Service statistique de la DAF REUNION, Saint-Denis, La Réunion, 6 p.
- 111 D'Antonio, C.M. (1990). Seed production and dispersal in the non-native, invasive succulent *Carpobrotus edulis* (Aizoaceae) in coastal strand communities of Central California. *Journal of Applied Ecology*, 27: 693-702.
- 112 Davis, A. et Scholtz, C. (1999). Species turnover, community boundaries and biogeographical composition of dung beetle assemblages across an altitudinal gradient in South Africa. *Journal of Biogeography*, 26: 1039-1055.
- 113 Davis, M.A. et Thompson, K. (2000). Eight ways to be a colonizer ; two ways to be an invader : a proposed nomenclature scheme for invasion ecology. *Bulletin of the Ecological Society of America*, 81 (3): 226-230.
- 114 Davis, M.A., Grime, J.P. et Thompson, K. (2000). Fluctuating resources in plant communities : a general theory of invasibility. *Journal of Ecology*, 88: 528-534.
- 115 De Lagarde, J. (1995). *Initiation à l'analyse des données*. Dunod, Paris, France, 162 p.
- 116 De Pietri, D.E. (1992). Alien shrubs in a national park : can they help in the recovery of natural degraded forest ? *Biological Conservation*, 62: 127-130.
- 117 De Selincourt, K. (1992). South Africa's other bush war. *New Scientist*, 133 (1808): 46-49.
- 118 De Villèle, A. (1896). Couvert forestier. *Revue Agricole*, 6: 323-328.
- 119 De Villèle, A. (1921). Caroubier, Guango et Algaroba. *Revue Agricole de l'Ile de la Réunion*, Année 1921: 9-11.
- 120 Debinski, D.M. et Humphrey, P.S. (1997). An integrated approach to biological diversity assessment. *Natural Areas Journal*, 17: 355-365.
- 121 Debussche, M., Escarré, J. et Lepart, J. (1982). Ornithochory and plant succession in mediterranean abandoned orchards. *Vegetatio*, 48: 255-266.
- 122 Deconchat, M. (1999). *Exploitation forestière et biodiversité - Exemple dans les forêts fragmentées des côtes de Gascogne*. Thèse de Doctorat, Université Paul Sabatier, Toulouse, France, 191 p.
- 123 Deconchat, M. et Balent, G. (1996). Biodiversité et forêt dans un paysage agricole : étude bibliographique. In G. Balent (Ed.) *La forêt paysanne dans l'espace rural : biodiversité, paysages, produits*. Etudes et recherches sur les Systèmes Agraires et le Développement. INRA, p. 15-36.
- 124 Defos du Rau, J. (1960). *L'île de La Réunion, étude de géographie humaine*. Thèse de doctorat, Faculté des Lettres, Institut de Géographie, Bordeaux, 716 p.
- 125 Dejaifve, P.A. et Prodon, A. (1997). Analyse d'un gradient avifaunistique altitudinal : l'exemple du Canigou (Pyrénées Orientales). *Alauda*, 65 (1): 89.
- 126 Delpech, R., Dumé, G. et Galmiche, P. (1985). *Typologie des stations forestières : typologie*. Ministère de l'Agriculture / Direction des Forêts, Institut pour le Développement Forestier, 243 p.
- 127 Demers, M.N., Simpson, J.W., Boerner, R.E.J., Silva, A., Berns, L. et Artigas, F. (1995). Fencerows, edges, and implications of changing connectivity illustrated by two contiguous Ohio landscapes. *Conservation Biology*, 9 (5): 1159-1168.
- 128 Depommier, D. et Détienne, P. (1996). Croissance de *Faidherbia albida* dans les parcs du Burkina Faso. In R. Peltier (Ed.) *Les parcs à Faidherbia*. CIRAD-Forêt, p. 23-43.
- 129 Dequaire, M. (1984). *Guide du Jardin de l'Etat de Saint-Denis*. SREPEN, Saint-Denis, La Réunion, 28 p.
- 130 Devine, W.T. (1977). A programme to exterminate introduced plants on Raoul Island. *Biological Conservation*, 11: 193-207.
- 131 Di Castri, F. et Younès, T. (1996). Introduction : biodiversity, the emergence of a new scientific field - its perspectives and constraints. In D.C. F. et T. Younès (Ed.) *Biodiversity, science and development*. University Press, Cambridge, Royaume-Uni, p. 1-11.
- 132 Dietz, T. et Stern, P.C. (1998). Sciences, values, and biodiversity. *BioScience*, 48 (6): 441-444.
- 133 Dolédec, S. et Chessel, D. (1987). Rythmes saisonniers et composantes stationnelles en milieu aquatique. I. - Description d'un plan d'observation complet par projection de variables. *Acta Oecologia/ Oecologia Generalis*, 8 (3): 401-426.
- 134 Dolling, A. (1999). The vegetative spread of *Pteridium aquilinum* in a hemiboreal forest - invasion or revegetation ? *Forest Ecology and Management*, 124: 177-184.

- 135 Donnelly, D., Calitz, F.J. et Van Aarde, I.M.R. (1992). Insecticidal control of *Melanterius servulus* (Coleoptera : Curculionidae), a potential biocontrol agent of *Paraserianthes lophanta* (Leguminosae), in commercial seed orchards of black wattle, *Acacia mearnsii* (Leguminosae). *Bulletin of Entomological Research*, 82: 197-202.
- 136 Drake, D.R. (1998). Relationships among the seed rain, seed bank and vegetation of a Hawaiian forest. *Journal of Vegetation Science*, 9: 103-112.
- 137 Dudley, N.S. (1992). Preliminary biomass equations for eight species of fast-growing tropical trees. *Journal of Tropical Forest Science*, 5 (1): 68-73.
- 138 Duggin, J.A. et Gentle, C.B. (1998). Experimental evidence on the importance of disturbance intensity for invasion of *Lantana camara* L. in dry rainforest-open forest ecotones in north-eastern NSW, Australia. *Forest Ecology and Management*, 109: 279-292.
- 139 Dye, P.J. et Poulter, A.G. (1995). A field demonstration of the effects on streamflow of clearing invasive pine and wattle trees from a riparian zone. *Suid-Afrikaanse Bosbouydskrif*, 173: 27-30.
- 140 Edwards, K.D. (1974). Weed control with maize and wheat in the Southern Highlands of Tanzania. In (Ed.) *5th East African Weed Control Conference*. Nairobi, Kenya, p. 25-33
- 141 Edwards, K.R., Adams, M.S. et Kvet, J. (1995). Invasion history and ecology of *Lythrum salicaria* in North America. In P. Pysek, K. Prach, M. Rejmanek et M. Wade (Ed.) *Plant invasions : general aspects and special problems*. SPB Academic Publishing, Amsterdam, Pays-Bas, p. 164-180.
- 142 Elton, C.S. (1958). *The ecology of invasions by animals and plants*. The University of Chicago Press, Londres, Royaume-Uni, 181 p.
- 143 Escofier, B. et Pagès, J. (1990). *Analyses factorielles simples et multiples - objectifs, méthodes et interprétation*. Dunod, Paris, France, 274 p.
- 144 Eser, U. (1998). Assessment of plant invasions : theoretical and philosophical fundamentals. In U. Starfinger, K.D. Edwards, I. Kowarik et M. Williamson (Ed.) *Plant invasions : ecological mechanisms and human responses*. Blackhuys Publishers, Leiden, Pays-Bas, p. 95-107.
- 145 Ewart, A.J. (1925). *Handbook of forest trees for victorian foresters*. Government Printer, Melbourne, 523 p.
- 146 Fairley, A. et Moore, P. (1989). *Native plants of the Sidney District - an identification guide*. Kangaroo press, 432 p.
- 147 Falinska, K. (1999). Seed bank dynamics in abandoned meadows during a 20-year period in the Bialowieza National Park. *Journal of Ecology*, 87: 461-475.
- 148 Falinska, K. (1999). Mosaic pattern of vegetation and pattern of seed bank on meadows abandoned for 20 years. *Phytocenosis*, 11: 199-211.
- 149 Falissard, B. (1998). *Comprendre et utiliser les statistiques dans les sciences de la vie*. Masson, Paris, France, 332 p.
- 150 Fangji, Z., Chuanbi, G., Yongyuan, Z., Huadong, R., Jiyuan, L. et Yulin, F. (1995). Stand density of *Acacia mearnsii* plantations. In M. Brundett, B. Dell et N. Malajczuk. (Ed.) *Mycorrhizas for plantation forestry in Asia : Proceedings of an international symposium and workshop*. Kaiping, Guangdong Province, Chine, p. 171-175
- 151 Farina, A. (1997). Landscape structure and breeding bird distribution in a sub-Mediterranean agro-ecosystem. *Landscape Ecology*, 12: 365-378.
- 152 Farrer, A., A., F. et R., F. (1991). *Guide des Graminées, Carex, Joncs et Fougères d'Europe*. Delachaux et Niestlé, Paris, France, 255 p.
- 153 Fenner, M. (1987). Seed characteristics in relation to succession. In A.J. Gray, M.J. Crawley et P.J. Edwards (Ed.) *Colonization, succession and stability*. Blackwell Scientific Publications, p. 103-114.
- 154 Fensham, R.J. et Cowie, I.D. (1997). Alien plant invasions on the Tiwi Islands. Extent, implications and priorities for control. *Biological Conservation*, 83 (1): 55-68.
- 155 Ferguson, R.N. et Drake, D.R. (1999). Influence of vegetation structure on spatial patterns of seed deposition by birds. *New Zealand Journal of Botany*, 37: 671-677.
- 156 Ferreira, M.T. et Moreira, I.S. (1995). The invasive component of a river flora under the influence of mediterranean agricultural systems. In P. Pysek, K. Prach, M. Rejmanek et M. Wade (Ed.) *Plant invasions : general aspects and special problems*. SPB Academic Publishing, Amsterdam, Pays-Bas, p. 117-127.
- 157 Figier, J. et Soulères, O. (1991). Le problème des exotiques envahissantes. *Bois et Forêts des Tropiques*, 299: 31-34.
- 158 Fleischmann, K. (1997). Invasion of alien woody plants on the islands of Mahé and Silhouette, Seychelles. *Journal of Vegetation Sciences*, 8: 5-12.
- 159 Florens, F.B.V., Baby, D. et Jones, R. (1998). The impact of controlling alien plants and animals on the snail fauna of forests on Mauritius. *Journal of Conchology*, 2: 87-88.
- 160 Fogarty, G. et Facelli, M. (1999). Growth and competition of *Cytisus scoparius*, an invasive shrub, and Australian native shrubs. *Plant Ecology*, 144: 27-35.

- 161 Folke, C., Holling, C.S. et Perrings, C. (1996). Biological diversity, ecosystems, and the human scale. *Ecological applications*, 6 (4): 1018-1024.
- 162 Forman, R. et Godron, M. (1986). *Landscape Ecology*. John Wiley & Sons, New York, Etats-Unis, 619 p.
- 163 Forman, R., Galli, A. et Leck, C. (1976). Forest size and avian diversity in New Jersey woodlots with some land use implications. *Oecologia*, 26: 1-8.
- 164 Forman, R.T.T. et Baudry, J. (1984). Hegerows and hegerow networks in Landscape Ecology. *Environmental Management*, 8 (6): 495, 510.
- 165 Forsys, E. et Allen, C. (1999). Biological invasions and deletions : community change in south Florida. *Biological Conservation*, 87: 341-347.
- 166 Fournet, J. et Hammerton, J.L. (1991). *Mauvaises herbes des petites antilles*. INRA, Paris, France, 214 p.
- 167 Fox, M.D. et Fox, B.J. (1986). The susceptibility of natural communities to invasion. In B.J.J. Groves R.H. (Ed.) *Ecology of biological invasions : an Australian perspective*. Academy of Science, Canberra, Australie, p. 57-66
- 168 Frahm, J.P. et Gradstein, S.R. (1991). An altitudinal zonation of tropical rain forests using byrophytes. *Journal of Biogeography*, 18: 669-678.
- 169 François, E. (1925). La culture des acacias à tannins à Madagascar. *Revue de Botanique Appliquée et d'Agriculture Coloniale*, 5: 348-358 et 436-442.
- 170 Franklin, J. et Forman, R. (1987). Creating landscape patterns by forests cutting : ecological consequences and principles. *Landscape Ecology*, 1 (1): 5-18.
- 171 Franklin, T. (1999). Invasion of the aliens : exotic plants impact wildlife. *Wildlife Society Bulletin*, 27 (3): 873-875.
- 172 French, K. (1996). The gut passage rate of silvereyes and its effect on seed viability. *Corella*, 20 (1): 16-19.
- 173 Frontier, S. et Pichod-Viale, D. (1995). *Ecosystèmes : structure, fonctionnement, évolution*. Masson, Paris, France, 447 p.
- 174 Furness, R.W. et Greenwood, J.J.D. (1993). *Birds as monitors of environmental change*. Chapman & Hall, Londres, Royaume-Uni, 356 p.
- 175 Gargominy, O., Bouchet, P., Pascal, M., Jaffré, T. et Tourneur, J.C. (1996). Conséquences des introductions d'espèces animales et végétales sur la biodiversité en Nouvelle-Calédonie. *Revue d'Ecologie (Terre et Vie)*, 51: 375-402.
- 176 Gaston, K.J. (1996). *Biodiversity - a biology of numbers and differences*. Blackwell Science, Paris, France, 396 p.
- 177 Gaston, K.J. (1996). Species richness : measure and measurement. In K.J. Gaston (Ed.) *Biodiversity - A biology of numbers and difference*. Blackwell Science, Oxford, Royaume-Uni, p. 77-113.
- 178 Geldenhuys, C.J. (1986). Costs and benefits of the australian Blackwood *Acacia melanoxylon* in South African forestry. In I.A.W. Macdonald, F.J. Kruger et A.A. Ferrar (Ed.) *The ecology and management of biological invasions in southern Africa*. Oxford University Press, Cape Town, Afrique du Sud, p. 275-283.
- 179 Geldenhuys, C.J. (1997). Native forest regeneration in pine and eucalypt plantations in Northern Province, South Africa. *Forest Ecology and Management*, 99: 101-115.
- 180 Gentle, C.B. et Duggin, J.A. (1997). *Lantana camara* L. invasions in dry rainforest - open forest ecotones: the role of disturbances associated with fire and cattle grazing. *Australian Journal of Ecology*, 22: 298-306.
- 181 Gibon, A., Balent, G., Olaizola, A. et Di Pietro, F. (1995). Approche des variations communales des dynamiques rurales au moyen d'une typologie : cas du versant nord des Pyrénées Centrales. *Options Méditerranéennes*, 27 (Série B): 15-34.
- 182 Gilfedder, L. et Kirkpatrick, J.B. (1998). Factors influencing the integrity of remnant bushland in subhumid Tasmania. *Biological Conservation*, 84: 89-96.
- 183 Gitay, H. et Noble, I.R. (1997). What are functional types and how should we seek them ? In T.M. Smith, H.H. Shugart et F.I. Woodward (Ed.) *Plant functional types : their relevance to ecosystem properties and global change*. Cambridge University Press, Cambridge, Royaume-Uni, p. 3-19.
- 184 Glyphis, J.P., Milton, S.J. et Siegfried, W.R. (1981). Dispersal of *Acacia cyclops* by Birds. *Oecologia*, 48: 138-141.
- 185 Gobbi, M., Puntieri, J. et Calvedo, S. (1995). Post-fire recovery and invasion by alien plant species in a south american woodland-steppe ecotone. In P. Pysek, K. Prach, M. Rejmanek et M. Wade (Ed.) *Plant invasions : general aspects and special problems*. SPB Academic Publishing, Amsterdam, Pays-bas, p. 105-115.
- 186 Goffard, J. (1923). Au sujet ces acacias à tannins. *Revue Agricole de l'île de la Réunion*, Année 1923: 467-471, 501-504, et 556-560.
- 187 Goo, M., Ishikawa, I. et Ikeda, H. (1979). Longevity of *Acacia mearnsii* De Wild. seeds (1) Results of 17 years storage. *Journal of Japanese Forestry Society*, 61: 53-57.

- 188 Goodwin, B.J., McAllister, A.J. et Fahrig, L. (1999). Predicting invasiveness of plant species based on biological information. *Conservation Biology*, 13 (2): 422-426.
- 189 Granger, S. et Balent, G. (1994). Intégration de méthodes et outils analytiques dans une démarche recherche-système. Application à la prairie permanente. In M. Sebillote. (Ed.) *Recherches-système en agriculture et développement rural*. CIRAD, Montpellier, France, p. 110-113
- 190 Grant, J.E., Moran, G.F. et Moncur, M.W. (1995). Pollination studies and breeding system in *Acacia mearnsii*. In M. Brundett, B. Dell et N. Malajczuk. (Ed.) *Mycorrhizas for plantation forestry in Asia : Proceedings of an international symposium and workshop*. Kaiping, Guangdong Province, Chine, p. 165-170
- 191 Grice, A.C. (1996). Seed production, dispersal and germination in *Cryptostegia grandiflora* and *Ziziphus mauritiana*, two invasive shrubs in tropical woodlands of northern Australia. *Australian Journal of Ecology*, 21: 324-331.
- 192 Griffin, G.F., Stafford Smith, D.M., Morton, S.R., Allan, G.E. et Masters, K.A. (1989). Status and implications of the invasion of Tamarisk (*Tamarix aphylla*) on the Finke River, Northern Territory, Australia. *Journal of Environment Management*, 29: 297-315.
- 193 Grime, J.P. (1977). Evidence for the existence of three primary strategies in plants and its relevance to ecological and evolutionary theory. *The American Naturalist*, 111: 1169-1194.
- 194 Grime, J.P. (1998). Benefits of plant diversity to ecosystems : immediate, filter and founder effects. *Ecology*, 86: 902-910.
- 195 Grimm, V. et Wissel, C. (1997). Babel, or the ecological stability discussions: an inventory and analysis of terminology and a guide for avoiding confusion. *Oecologia*, 109: 323-334.
- 196 Gruchet, H. (1977). Les causes du déboisement de la région ouest aride de La Réunion. *Info Nature*, 15: 67-70.
- 197 Guinet, P. et Vassal, J. (1978). Hypotheses on the differentiation of the major groups in the genus *Acacia* (Leguminosae). *Kew Bulletin*, 32 (3): 509-527.
- 198 Guizol, P. (1989). Le choix des espèces : résultats actuels. In F. Besse, A. De Ligne et P. Guizol. (Ed.) *L'agroforesterie au Burundi*. Ministère de l'Aménagement, du Tourisme et de l'Environnement, Ministère de l'Agriculture et de l'Elevage, Bujumbura, Burundi, p. 155-201
- 199 Hagan, J.M., McKinley, P.S., Meehan, A.L. et Grove, S.L. (1997). Diversity and abundance of landbirds in a northeastern industrial forest. *Journal of Wildlife management*, 61 (3): 718-735.
- 200 Hall, N. et Johnson, L.A.S. (1993). *The names of acacias of New South Wales*. Royal Botanic Gardens, Sidney, Australie, 69 p.
- 201 Hallé, F. (1999). *Eloge de la plante, pour une nouvelle biologie*. Seuil, Paris, France, 341 p.
- 202 Haojie, W. (1997). Black Wattle plantations in South Africa : protection. In A.G. Brown et H.C. Ko (Ed.) *Black Wattle and its utilisation*. RIRDC, Kingston, Jamaïque, p. 39-52.
- 203 Haselwood, E.L., G.G., M. et Hirano, R.T. (1983). *Handbook of Hawaiian Weeds*. University of Hawaii Press, Honolulu, Hawaii, 491 p.
- 204 Hayashi, I. (1991). Secondary succession of herbaceous communities in Japan : a case study in Sugadaira, Central Japan. *Bulletin of Sugadaira Montane Research Center*, 12: 1-12.
- 205 Henderson, L. et Musil, K.J. (1984). Exotic woody plant invaders of the Transvaal. *Bothalia*, 15 (1-2): 297-313.
- 206 Hendry, N.S. et Van Staden, J. (1982). Seed germination and the potential for control of *Acacia mearnsii* as a weed. *South African Journal of Science*, 78: 206-207.
- 207 Henriette, C. (1983). *Evolution de l'écosystème de la Chaloupe Saint-Leu : du planteur de géranium à l'éleveur*. EHESS, Saint-Denis, La Réunion, 111 p.
- 208 Herman, R.P. (1997). Shrub invasion and bacterial community pattern in swedish pasture soil. *Microbiology Ecology*, 24: 235-242.
- 209 Hewitt, J.E., Thrush, S.F., Cummings, V.J. et Turner, S.J. (1998). The effect of changing sampling scales on our ability to detect effects of large-scale processes on communities. *Journal of Experimental marine biology and ecology*, 227: 251-264.
- 210 Hibon (1953). L'amélioration des sols à la Réunion, Département d'Outre-Mer (troisième partie). *Revue Agricole de l'Ile de la Réunion*, mars-avril: 41-64.
- 211 Hiebert, R.D. et Stubbendieck, J. (1993). *Handbook for ranking exotic plants for management and control*. United States Department of the Interior, National Park service, Denver, Colorado, Etats-Unis, 29 p.
- 212 Higgins, S.I. et Richardson, D.M. (1998). Pine invasions in the southern hemisphere : modelling interactions between organism, environment and disturbance. *Plant Ecology*, 135: 79-93.
- 213 Higgins, S.I., Esteban, J.A., Cowling, R.M. et Morris, M.J. (1997). A dynamic ecological-economic model as a tool for conflict resolution in an invasive alien-plant, biological control and native-plant scenario. *Ecological economics*, 22: 141-154.

- 214 Higgins, S.I., Richardson, D.M., Cowling, R.M. et Trinder-Smith, T.H. (1999). Predicting the landscape-scale distribution of alien plants and their threat to plant diversity. *Conservation Biology*, 13 (2): 303-313.
- 215 Hillis, W.E. (1997). Wood properties and uses. In A.G. Brown et H.C. Ko (Ed.) *Black Wattle and its utilisation*. RIRDC, Kingston, Jamaïque, p. 89-93.
- 216 Hobbs, R. et Huenneke, L.F. (1992). Disturbance, diversity, and invasion : implications for conservation. *Conservation Biology*, 6 (3): 324-337.
- 217 Hobbs, R.J. (1989). The nature and effects of disturbance relative to invasions. In J.A. Drake, H.A. Mooney, F. Di Castri, R.H. Groves, F.J. Kruger, M. Rejmanek et M. Williamson (Ed.) *Biological invasions - a global perspective*. Chichester, Royaume-Uni, p. 389-405.
- 218 Hobbs, R.J. et Humphries, S.E. (1995). An integrated approach to the ecology and management of plant invasions. *Conservation Biology*, 9 (4): 761-770.
- 219 Holmes, P.M. et Cowling, R.M. (1997). The effects of invasion by *Acacia saligna* on the guild structure and regeneration capabilities of South African fynbos shrublands. *Journal of Applied Ecology*, 34: 317-332.
- 220 Holmes, P.M. et Cowling, R.M. (1997). Diversity, composition and guild structure relationships between soil-stored seed banks and mature vegetation in alien plant-invaded South African fynbos shrublands. *Plant Ecology*, 133: 107-122.
- 221 Hooper, D.U. et Vitousek, P.M. (1997). The effects of plant composition and diversity on ecosystem processes. *Science*, 277: 1302-1305.
- 222 Horvitz, C., Pascarella, S., McMan, S., Freedman, A. et R.H., H. (1998). Functional roles of invasive non-indigenous plants in hurricane-affected subtropical hardwood forests. *Ecological applications*, 8 (4): 947-974.
- 223 Huenneke, L.F. (1997). Outlook of plant invasions : interactions with other agents of global change. In J.O. Luken et J.W. Thieret (Ed.) *Assessment and management of plant invasions*. Springer, New York, Etats-Unis, p. 95-103.
- 224 Huenneke, L.F. et Vitousek, P.M. (1990). Seedling and clonal recruitment of the invasive *Psidium cattleianum* : implications for management of native hawaiien forests. *Biological Conservation*, 53: 199-211.
- 225 Hughes, C.E. (1994). Risks of species introductions in tropical forestry. *Commonwealth Forestry Review*, 73 (4): 243-252.
- 226 Hughes, C.E. (1995). Protocols for plant introductions with particular reference to forestry : changing perspectives on risks to biodiversity and economic development. In C.H. Sturton. (Ed.) *Weeds in a changing world*. British Crop Protection Committee, Londres, Royaume-Uni, p. 15-32
- 227 Hughes, C.E. et Styles, B.T. (1989). The benefits and risks of woody legume introductions. *Monogr. Syst. Bot. Missouri Bot. Gard.*, 29: 505-531.
- 228 Huston, M. (1994). *Biological diversity : the coexistence of species on changing landscapes*. Cambridge University Press, Cambridge, Royaume-Uni, 681 p.
- 229 Huston, M. et Smith, T. (1987). Plant succession : life history and competition. *The American Naturalist*, 130 (2): 168-198.
- 230 Itoh, A., Okimori, Y. et Wanatabe, H. (1990). Natural regeneration of an introduced wody legume, *Acacia mearnsii* De Wild, from buried seeds after clear-cutting. *Mem. Coll. Agric. Kyoto. Univ.*, 136: 199-211.
- 231 IUCN (2000). *Guidelines for the prevention of biodiversity caused by alien invasive species*. IUCN, Species Survival Commission (SSC), Gland, Suisse, 14 p.
- 232 Jackson, S.T. (1997). Documenting natural and human-caused plant invasions using paleoecological methods. In J.O. Luken et J.W. Thieret (Ed.) *Assessment and management of plant invasions*. Springer, New York, Etats-Unis, p. 37-55.
- 233 Jacob de Cordemoy, E. (1895). *Flore de l'Ile de La Réunion*. Klincksieck Editions, Paris, France, 574 p.
- 234 Jones, D.T. et Doren, R.F. (1997). The distribution, biology and control of *Schinus terebenthifolius* in southern Florida with special reference to Everglades National Park. In J.H. Brock, M. Wade, P. Pysek et D. Green (Ed.) *Plant invasions : studies from North America and Europe*. Blackhuys Publishers, Leiden, Pays-Bas, p. 81-93.
- 235 Kareiva, P., Parker, I.P. et Pascual, M. (1996). Can we use experiments and models in predicting the invasiveness of genetically engineered organisms ? *Ecology*, 77 (6): 1670-1675.
- 236 Kaufman, J.H., Brodbeck, D. et Melroy, O.R. (1998). Critical diversity. *Conservation Biology*, 12 (3): 521-532.
- 237 Keegan, D.R., Coblenz, B.E. et Winchell, C.S. (1994). Feral goat eradication on San Clemente Island, California. *Wildlife Society Bulletin*, 22: 56-61.
- 238 Keenan, R., Lamb, D., Woldring, O., Irvine, T. et Jensen, R. (1997). Restoration of plant biodiversity beneath tropical tree plantations in Northern Australia. *Forest Ecology and Management*, 99: 117-131.

- 239 Kenrick, J. et Knox, R.B. (1989). Quantitative analysis of self-incompatibility in trees of seven species of *Acacia*. *Heredity*, 80: 240-245.
- 240 Kitayama, K. (1992). An altitudinal transect study of the vegetation on Mount Kinabalu, Borneo. *Vegetatio*, 102: 149-171.
- 241 Koenig, M. (1922). Les forêts et la pluie. *Revue Agricole de l'Ile de la Réunion*, : 483-488.
- 242 Kolasa, J. (1989). Ecological systems in hierarchical perspective : breaks in community structure and other consequences. *Ecology*, 70 (1): 36-47.
- 243 Kolasa, J. et Pickett, S.T.A. (1989). Ecological systems and the concept of biological organization. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA*, 86: 8837-8841.
- 244 Kopp, A. (1934). A la croisée des chemins. Où va notre agriculture ? Gaspillages. *Revue Agricole de l'Ile de la Réunion*, 39: 82-93.
- 245 Kowarik, I. (1995). On the role of alien species in urban flora and vegetation. In P. Pysek, K. Prach, M. Rejmanek et M. Wade (Ed.) *Plant invasions : general aspects and special problems*. SPB Academic Publishing, Amsterdam, Pays-Bas, p. 85-103.
- 246 Kowarik, I. (1995). Time lags in biological invasions with regard to the success and failure of alien species. In P. Pysek, K. Prach, M. Rejmanek et M. Wade (Ed.) *Plant invasions : general aspects and special problems*. SPB Academic Publishing, Amsterdam, Pays-Bas, p. 15-38.
- 247 Krefting, L.W. et Roe, E.I. (1949). The role of some birds and mammals in seed germination. *Ecological Monographs*, 19 (3): 269-286.
- 248 Kruger, F.J., Richardson, D.M. et van Wilgen, B.W. (1986). Processes of invasion by alien plants. In I.A.W. Macdonald, F.J. Kruger et A.A. Ferrar (Ed.) *The ecology and management of biological invasions in southern Africa*. Oxford University Press, Cape Town, Afrique du Sud, p. 145-155.
- 249 Kunin, W.E. et Lawton, J.H. (1996). Does biodiversity matter ? Evaluating the case for conserving species. In K.J. Gaston (Ed.) *Biodiversity. A biology of numbers and difference*. Blackwell Science, Oxford, Royaume-Uni, p. 283-308.
- 250 Ladd, P.G., Ladiges, P.Y. et Calder, D.M. (1976). *Identification of the land-based vegetation surrounding the Gippsland lakes and lake Tyers*. School of Botany, University of Melbourne, Melbourne, Australie, 18 p.
- 251 Lambinon, J. (1997). *Les introductions de plantes non indigènes dans l'environnement naturel*. Editions du Conseil de l'Europe, Strasbourg, France, 28 p.
- 252 Larrère, C. et Larrère, R. (1997). *Du bon usage de la nature : pour une philosophie de l'environnement*. Aubier, Paris, France, 355 p.
- 253 Lauga, J. et Joachim, J. (1992). Modelling the effects of forest fragmentation on certain species of forest-breeding birds. *Landscape Ecology*, 6: 183-193.
- 254 Laurent, C. (1992). *Des paysages de qualité : une nouvelle production agricole ?* Département de recherche sur les systèmes agraires et le développement, INRA, Versailles, France, 12 p.
- 255 Lavergne, C. (1995). *Contribution à l'étude du troène envahissant à la Réunion*. ONF, Saint-Denis, La Réunion, 28 p.
- 256 Lavergne, C., Rameau, J.C. et Figier, J. (1999). The invasive woody weed *Ligustrum robustum* subsp. *walkeri* threatens native forests on la Reunion. *Biological invasions*, 1: 377-392.
- 257 Lavergne, R. (1978). Les pestes végétales de l'Ile de la Réunion. *Info Nature*, 16: 9-60.
- 258 Lavorel, S. (2000). *Diplôme d'habilitation à diriger des recherches : dossier de candidature*. Centre d'Ecologie Fonctionnelle et Evolutive (CNRS UPR 9056), Montpellier, France, 55 p.
- 259 Lavorel, S., Rochette, C. et Lebreton, J.-D. (1999). Functional groups for response to disturbance in mediterranean old fields. *Oikos*, 84: 480-498.
- 260 Lavorel, S., Touzard, B., Lebreton, J.-D. et Clément, B. (1998). Identifying functional groups for response to disturbance in an abandoned pasture. *Acta Oecologica*, 19 (3): 227-240.
- 261 Lavorel, S., Lepart, J., Debussche, M., Lebreton, J.-D. et Beffy, J.-L. (1994). Small scale disturbances and the maintenance of species diversity in mediterranean old fields. *Oikos*, 70: 455-473.
- 262 Lawesson, J.E. (1990). Alien plants in the Galapagos Islands, a summary. In H.G. Lawesson J.E., Rogers G., Reck G., Ochoa H. (Ed.) *Workshop on botanical research and management in Galapagos*. Missouri Botanical Garden, Santa Cruz, Galapagos, Equateur, p. 15-20
- 263 Lawesson, J.E. et Ortiz, L. (1987). Plantas introducidas en las islas Galapagos. In H.O. Lawesson J.E., Rogers G., Reck G., Ochoa H. (Ed.) *Workshop on botanical research and management in Galapagos*. Missouri Botanical Garden, Santa Cruz, Galapagos, Equateur, p. 201-210
- 264 Lawton, J.H., Bignell, D.E., Bolton, B., Bloemers, G.F., Eggleton, P., Hammond, P.M., Hodda, M., Holt, R.D., Larsen, T.B., Mawdsley, N.A., Stork, N.E., Srivastava, D.S. et Watt, A.D. (1998). Biodiversity inventories, indicator taxa and effects of habitat modification in tropical forest. *Nature*, 391: 72-76.
- 265 Le Bellec, F. et Renard, V. (1997). *Le grand livre des fruits tropicaux*. Orphie, Saint-Denis, La Réunion, 189 p.

- 266 Le Bourgeois, T., Jeuffrault, E. et Fabrigoule, S. (1999). *Principales mauvaises herbes de La Réunion : description - herbicides*. CIRAD - DAF Service de la Protection des Végétaux, Saint-André, La Réunion, 124 p.
- 267 Le Corre, M. (2000). Le Rossignol du Japon *Leiothrix lutea* (Sylviidés, Timaliiné), nouvelle espèce introduite à La Réunion (océan Indien). *Alauda*, 68: 6-71.
- 268 Le Corre, M. et Jouventin, P. (1997). Ecological significance and conservation priorities of Europa Island (Western Indian Ocean) with special reference to seabirds. *Revue d'Ecologie (Terre et Vie)*, 52: 205-220.
- 269 Lebart, L., Morineau, A. et Piron, M. (1995). *Statistique exploratoire multidimensionnelle*. Dunod, Paris, France, 439 p.
- 270 Lebreton, J.-D. (1980). Quelques éléments sur l'analyse des correspondances à l'intention des ornithologues. *Bièvre*, 2 (1): 47-62.
- 271 Lebreton, J.-D. et Yoccoz, N. (1987). Multivariate analysis of bird count data. *Acta Oecologica Oecol. Gener.*, 8 (2): 124-144.
- 272 Lebreton, J.-D., Chessel, D., Prodon, R. et Yoccoz, N. (1988). L'analyse des relations espèces-milieu par l'analyse canonique des correspondances. I. Variables de milieu quantitatives. *Acta Oecologica Oecol. Gener.*, 9 (1): 53-67.
- 273 Lee, W.G. (1986). Succession and dynamics of gorse (*Ulex europaeus* L.) communities in the Dunedin Ecological District South Island, New Zealand. *New Zealand Journal of Botany*, 24: 279-292.
- 274 Legay, J.M. (1986). Méthodes et modèles dans l'étude des systèmes complexes. *Les Cahiers de la Recherche-Développement*, 11: 1-6.
- 275 Legay, J.M. (1993). Une expérience est-elle possible ? In J.-D. Lebreton et B. Asselain (Ed.) *Biométrie et environnement*. Masson, Paris, France, p. 1-14.
- 276 Lepart, J. et Escarre, J. (1983). La succession végétale, mécanismes et modèles : analyse bibliographique. *Bulletin d'Ecologie*, 14 (3): 133-178.
- 277 Lepart, J. et Debussche, M. (1991). Invasion processes as related to succession and disturbance. In H.G. Groves et F. Di Castri (Ed.) *Biogeography of Mediterranean Invasions*. Cambridge University Press, Cambridge, Royaume-Uni, p. 159-177.
- 278 Levine, J.M. et D'Antonio, C.M. (1999). Elton revisited : a review of evidence linking diversity and invasibility. *Oikos*, 87: 15-26.
- 279 Ley, R.E. et D'Antonio, C.M. (1998). Exotic grass invasion alters potential rates of N fixation in Hawaiian woodlands. *Oecologia*, 113: 179-187.
- 280 Lippincott, C.L. (2000). Effects of *Imperata cylindrica* (L.) Beauv. (Cogongrass) invasion on fire regime in Florida Sandhill (USA). *Natural Areas Journal*, 20: 140-149.
- 281 Lodge, D.M., Stein, R.A., Brown, K.M., Covitch, A.P., Brönmark, C., Garvey, J.E. et Klosiewski, P. (1998). Predicting impact of freshwater exotic species on native biodiversity : challenges in spatial scaling. *Australian Journal of Ecology*, 23 (1): 53-67.
- 282 Lonsdale, W.M. (1993). Rates of spread of an invading species *Mimosa pigra* in northern Australia. *Journal of Ecology*, 81: 513-521.
- 283 Lonsdale, W.M. (1999). Global patterns of plant invasions and the concept of invasibility. *Ecology*, 80 (5): 1522-1536.
- 284 Loope, L.L. et Mueller-Dombois, D.M. (1989). Characteristics of invaded islands, with special reference to Hawaii. In D. Drake, H.A. Mooney, F. Di Castri, Groves R.H., F.J. Kruger, M. Rejmanek et M. Williamson (Ed.) *biological invasions - a global perspective*. Chichester, Royaume-Uni, p. 257-280.
- 285 Lougnon, J. (1977). *Quinze années d'actualités locales : La Réunion de 1960 à 1975*. Cazal, Saint-Denis, La Réunion, 342 p.
- 286 Luken, J.O. (1992). Prioritizing patches for control of invasive plant species : a case study with Amur honeysuckle. In B.N. McKnight. (Ed.) *Biological pollution : the control and impact of invasive exotic species*. Indiana Academy of Science, Indianapolis, Inde, p. 211-214
- 287 Luken, J.O., Kuddes, L.M. et Tholemeier, T.C. (1997). Response of understory species to gap formation and soil disturbance in *Lonicera maackii* thickets. *Restoration Ecology*, 5 (3): 229-235.
- 288 Lynch, J. et Whigam, D. (1984). Effects of forest fragmentation on breeding bird communities in Maryland, USA. *Biological Conservation*, 28: 287-324.
- 289 Mac Carter, L.E. et Gaynor, D.L. (1980). Gorse : a subject for biological control in New Zealand. *Journal of Experimental Agriculture*, 8: 321-330.
- 290 MacArthur, R.H. et Wilson, E.O. (1967). *The theory of island biogeography*. Princeton University Press, Oxford, Royaume-Uni, 203 p.
- 291 MacDonald, I.A.W. (1989). *Stratégie de recherche et de gestion pour le contrôle à long-terme des pestes végétales à la Réunion*. University of Cape Town, Cape Town, Afrique du Sud, 22 p.

- 292 Macdonald, I.A.W., Loope, L.L., Usher, M.B. et Hamann, O. (1989). Wildlife conservation and the invasion of nature reserves by introduced species : a global perspective. In J.A. Drake, H.A. Mooney, F. Di Castri, R.H. Grove, F.J. Kruger, M. Rejmanek et M. Williamson (Ed.) *Biological invasions : a global perspective*. John Wiley & Sons, Chichester, Royaume-Uni, p. 215-255.
- 293 Macdonald, I.A.W., Thébaud, C., Strahm, W. et Strasberg, D. (1991). Effects of alien plant invasions on native vegetation remnants on La Réunion (Mascarene Islands, Indian Ocean). *Environmental Conservation*, 18 (1): 51-61.
- 294 Mack, M.C. et D'Antonio, C.M. (1998). Impacts of biological invasions on disturbance regimes. *Trends in Ecology and Evolution*, 13 (5): 195-197.
- 295 Male, T.D., Fancy, S.G. et Ralph, C.J. (1998). Red-billed *Leiothrix*. *The birds of North America*, 359: 1-12.
- 296 Mandon-Dalger, I., Le Corre, M., Clergeau, P., Probst, J.M. et Besnard, N. (1999). Modalités de la colonisation de l'île de la Réunion par le Bulbul Orphée (*Pycnonotus jocosus*). *Revue d'Ecologie (Terre et Vie)*, 54: 283-295.
- 297 Mariotti, A. (1951). *Lutte contre l'érosion : culture du géranium avec lutte contre l'érosion à la Réunion*. Direction des Services Agricoles, Défense et Restauration des Sols, 3 p.
- 298 Martinez, N.D. (1996). Defining and measuring functional aspects of biodiversity. In K.J. Gaston (Ed.) *Biodiversity - A biology of Numbers and Difference*. Blackwell Science, Oxford, Royaume-Uni, p. 114-148.
- 299 Mauchamp, A. (1997). Threats from alien plant species in the Galapagos Islands. *Conservation Biology*, 11 (1): 260-263.
- 300 Mballo, B.A. et Witkowski, E.T.F. (1997). Tolerance to soil temperatures experienced during and after the passage of fire in seeds of *Acacia karroo*, *A. tortilis* and *Chromolaena odorata* : a laboratory study. *South African Journal Botany*, 63: 421-425.
- 301 McIntyre, G. (1991). *Weeds of sugar cane in Mauritius - their description and control*. MSIRI, 151 p.
- 302 McCoy, E.D., Bell, S.S. et Walters, K. (1986). Identifying biotic boundaries along environmental gradients. *Ecology*, 67 (3): 749-759.
- 303 McIntyre, S., Diaz, S., Lavorel, S. et Cramer, W. (1999). Plant functional types and disturbance dynamics - Introduction. *Journal of Vegetation Science*, 10: 603-730.
- 304 McIntyre, S., Lavorel, S., Landsberg, J. et Forbes, T.D.A. (1999). Disturbance response in vegetation - towards a global perspective on functional traits. *Vegetation Science*, 10: 621-630.
- 305 Médail, F. et Vidal, E. (1998). Organisation de la richesse et de la composition floristiques d'îles de la Méditerranée occidentale (sud-est de la France). *Canadian Journal of Botany*, 76: 321-331.
- 306 Meyer, J.Y. et Florence, J. (1996). Tahiti's native flora endangered by the invasion of *Miconia calvenscens* DC. (Melastomataceae). *Journal of Biogeography*, 23: 775-781.
- 307 Michon, R. (1998). Tamarin des Hauts et Tamarinaies à La Réunion : vers la gestion durable d'une espèce unique au monde. *ONF-Bulletin technique*, 36: 79-89.
- 308 Middlemiss, E. (1963). The distribution of *Acacia cyclops* in the Cape Peninsula area by birds and other animals. *South African Journal of Science*, Septembre: 419-420.
- 309 Miège, E. (1916). Comment remédier à la pénurie des engrais. *La Revue Agricole*, Année 1920: 187-192.
- 310 Miguet, J.M. (1980). Régénération et reconstitution de forêts naturelles à l'île de la Réunion. *Revue d'Ecologie (Terre et Vie)*, 34: 3-22.
- 311 Moncur, M.W., Moran, G.F. et Grant, J.E. (1991). Factors limiting seed production in *Acacia mearnsii*. In (Ed.) *Proceedings of an international workshop*. Bangkok, Thaïlande, p. 20-25
- 312 Mooney, H.A. et Drake, J.A. (1989). Biological invasions : a SCOPE Program overview. In J.A. Drake, H.Z.A. Mooney, F. Di Castri, R.H. Groves, F.J. Kruger, M. Rejmanek et M. Williamson (Ed.) *Biological invasions - a global perspective*. Chichester, Royaume-Uni, p. 491-506.
- 313 Moulton, M.P., Sanderson, J.G. et Simberloff, D. (1996). Passeriform introductions to the Mascarenes (Indian ocean) : an assessment of the role of competition. *Ecologie*, 27 (3): 143-152.
- 314 Moutou, F. (1983). Les peuplements de vertébrés terrestres des îles Mascareignes. *Revue d'Ecologie (Terre et Vie)*, 37: 21-35.
- 315 Moyle, P.B. et Light, T. (1996). Fish invasions in California : do abiotic factors determine success ? *Ecology*, 77 (6): 1666-1670.
- 316 Mueller-Dombois, D.M. (1999). Biodiversity and environmental gradients across the tropical Pacific islands : a new strategy for research and conservation. *Naturwissenschaften*, 86: 253-261.
- 317 Murray, K.G. (1988). Avian seed dispersal of three neotropical gap-dependant plants. *Ecological Monographs*, 58 (4): 271-298.
- 318 Naveh, Z. et Lieberman, A. (1994). *Landscape Ecology : theory and application*. Springer-Verlag, Paris, France, 360 p.
- 319 Nemoto, M., Ohkuro, T. et Xu, B. (1997). The role of weed invasion in controlling sand dune reactivation in abandoned fields in semi-arid Inner Mongolia, China. *Ecological Research*, 12: 325-336.

- 320 Neveu, M. (1894). *Rapport semestriel. Jardin Colonial et Domaine de la Providence*. Saint-Denis, La Réunion, 5 p.
- 321 New, T.R. (1979). Phenology and relative abundance of Coleoptera on some australian acacias. *Australian Journal of Zoology*, 27: 9-16.
- 322 New, T.R. (1984). *A biology of acacias - A new source book and bibliography for biologists and naturalists*. Oxford University Press, Londres, Royaume-Uni, 153 p.
- 323 Noble, I.R. (1989). Attributes of invaders and the invading process : terrestrial and vasculat plants. In J.A. Drake, H.A. Mooney, F. Di Castri, R.H. Grove, F.J. Kruger, M. Rejmanek et M. Williamson (Ed.) *Biological invasions : a global perspective*. John Wiley & Sons, Chichester, Royaume-Uni, p. 301-313.
- 324 Noble, I.R. et Slatyer, R.O. (1980). The use of vital attributes to predict successional changes in plant communities subject to recurrent disturbances. *Vegetatio*, 43: 5-21.
- 325 Noble, I.R. et Gitay, H. (1996). A functional classification for predicting the dynamics of landscapes. *Vegetation Science*, 7: 329-336.
- 326 Noss, R.F. (1990). Indicators for monitoring biodiversity : a hierarchical approach. *Conservation Biology*, 4 (4): 355-364.
- 327 Noy-Meir, I. et Van der Maarel, E. (1987). Relations between community theory and community analysis in vegetation science : some historical persectives. *Vegetatio*, 69: 5-15.
- 328 Odland, A. et Birks, J.B. (1999). The altitudinal gradient of vascular plant richness in Aurland, western Norway. *Ecography*, 22: 548-566.
- 329 Ogle, C.C., La Cock, G.D., Arnold, G.W. et Mickleson, N. (2000). Impact of an exotic vine *Clematis vitalba* (F. Ranunculaceae) and of control measures on plant biodiversity in indigenous forest, Taihape, New Zealand. *Austral Ecology*, 25: 539-551.
- 330 Ohara, S., Suzuki, K. et Ohira, T. (1994). Condensed tannins from *Acacia mearnsii* and their biological activities. *Mokuzai Gakkaishi*, 12: 1363-1374.
- 331 Ohtsuka, T. (1999). Early stages of secondary succession on abandoned cropland in north-east Borneo Island. *Ecological Research*, 14: 281-290.
- 332 Oliver, I. et Beattie, A.J. (1992). A possible method for the rapid assessment of biodiversity. *Conservation Biology*, 7 (3): 562-568.
- 333 Opdam, P., Van Apeldoorn, R., Shotman, A. et Kalkhoven, J. (1993). Population responses to landscape fragmentation. In C.C. Vos et P. Opdam (Ed.) *Landscape Ecology of a Stressed Environment*. Chapman & Hall, Londres, Royaume-Uni, p. 147-171.
- 334 Opie, A.M., Gullan, P.K., S.C., V.B. et Van Rees, H. (1984). *Sites of botanical significiance in the Westernport Region*. Department of Conservation, forests and lands, 321 p.
- 335 Ozoux, L. (1916). Nos forêts. *Bulletin de la Chambre d'Agriculture et des Comices Agricoles*, (août 1916): 102-104.
- 336 Pakeman, R.J. et Hay, E. (1997). Heathland seedbanks under Bracken *Pteridium aquilinum* (L.) Kuhn and their importance for re-vegetation after Bracken control. *Journal of Environmental Management*, 47: 329-339.
- 337 Parker, I.M., Simberloff, D., Lonsdale, W.M., Goodell, K., Wonham, M., Kareiva, P.M., Williamson, M.H., Von Holle, B., Moyle, P.B., Byers, J.E. et Goldwasser, L. (1999). Impact : toward a framework for understanding the ecological effects of invaders. *Biological invasions*, 1: 3-19.
- 338 Parrotta, J.A. et Turnbull, J.W. (1997). Secondary forest regeneration beneath pine (*Pinus kesiya*) plantations in the northern Thai highlands : a chronosequence study. *Forest Ecology and Management*, 99 (1-2): 171-183.
- 339 Patterson, B., Stotz, D., Solari, S. et Fitzpatrick, J. (1998). Contrasting patterns of elevational zonation for birds and mammals in the Andes of southeastern Peru. *Journal of Biogeography*, 25: 593-607.
- 340 Pavageau, C. (2000). *Tableau économique de la Réunion : édition 2000/2001*. INSEE, Saint-Denis, La Réunion, 210 p.
- 341 Perret, S. (1993). *Propriétés physiques, hydriques et mécaniques de sols andiques de La Réunion. Facteurs d'évolution des horizons cultureux, implications agronomiques et écologiques*. Thèse de doctorat en sciences agronomiques, Ecole Nationale Supérieure Agronomique de Montpellier, Montpellier, France, 264 p.
- 342 Perret, S. et Dorel, M. (1999). Relationships between land use, fertility and Andisol behaviour : examples from volcanic islands. *Soil use and Management*, 15: 144-149.
- 343 Perret, S., Michellon, R. et Tassin, J. (1998). Agroecological practices as tools for the sustainable management of catchments susceptible to erosion : Réunion Island. In D. Harper et T. Brown (Ed.) *The sustainable management of tropical catchment*. John Wiley & Sons, Chichester, Royaume-Uni, p. 77-88.

- 344 Perret, S., Michellon, R., Boyer, J. et Tassin, J. (1996). Soil rehabilitation and erosion control through agro-ecological practices on Reunion Island (French Overseas Territory, Indian Ocean). *Agriculture, Ecosystems and Environment*, 59: 149-157.
- 345 Perrier de la Bâthie, H. (1921). Au sujet des feux de brousse. *Bulletin Economique de Madagascar*, Trimestres 3 et 4: 220-221.
- 346 Perrier de la Bâthie, H. (1928). Les pestes végétales à Madagascar. *Bulletin Economique*, Année 1928: 104-109.
- 347 Pescay, M. (1997). *De la société de plantation aux exploitations familiales : éléments pour un bilan de la réforme foncière à La Réunion*. Saint-Denis, La Réunion, 12 p.
- 348 Phillips, D.L. et Shure, D.J. (1990). Patch-size effects on early succession in southern appalachian forests. *Ecology*, 71: 204-212.
- 349 Pickart, A.J., Miller, L.M. et Duebendorfer, T.E. (1998). Yellow bush lupine invasion in Northern California coastal dunes I. Ecological impacts and manual restoration techniques. *Restoration Ecology*, 6 (1): 59-68.
- 350 Pickett, S.T.A., Kolasa, J., Armesto, J.J. et Collins, S.L. (1989). The ecological concept of disturbance and its expression at various hierarchical levels. *Oikos*, 54: 129-136.
- 351 Planty-Tabacchi, A.M. (1997). Invasions des corridors fluviaux du sud-ouest par des espèces végétales exotiques. *Bulletin Français Pêche Pisciculture*, 344/345: 427-439.
- 352 Polhill, R.M. (1990). *Acacia*. In F. Friedmann (Ed.) *Flore des Mascareignes 80 Légumineuses*. ORSTOM, Paris, France, p. 44-52.
- 353 Pollock, M.M., Naiman, R.J. et Hanley, T.A. (1998). Plant species richness in riparian wetlands - a test of biodiversity theory. *Ecology*, 79 (1): 94-105.
- 354 Prévosto, B. et Agrech, G. (1998). Dynamique et typologie des accrus. Le cas des bétulaies dans la Chaîne des Puys. *Revue Forestière Française*, 50 (1): 46-58.
- 355 Prieur-Richard, A.H. et Lavorel, S. (2000). Invasions : the perspective of diverse plant communities. *Austral Ecology*, 25: 1-7.
- 356 Prieur-Richard, A.-H., Lavorel, S., Grigulis, K. et Dos Santos, A. (2000). Plant community diversity and invasibility by exotics : invasion of Mediterranean old fields by *Coniza bonariensis* and *Conyza canadensis*. *Ecology Letters*, 3: 412-422.
- 357 Probst, J.M. (1997). *Animaux de La Réunion : guide d'identification des oiseaux, mammifères, reptiles et amphibiens*. Azalées Editions, Saint-Denis, La Réunion, 167 p.
- 358 Prodon, R. et Lebreton, J.-D. (1981). Breeding avifauna of a mediterranean succession : the holm oak and cork series in the eastern Pyrenees, 1. Analysis and modelling of the structure gradient. *Oikos*, 37: 21-38.
- 359 Prodon, R. et Lebreton, J.-D. (1994). Analyses multivariées des relations espèces-milieu : structure et interprétation écologique. *Vie Milieu*, 44 (1): 69-91.
- 360 Pysek, P. (1995). On the terminology used in plant invasion studies. In P. Pysek, K. Prach, M. Rejmanek et M. Wade (Ed.) *Plant invasions : general aspects and special problems*. SPB Academic Publishing, Amsterdam, Pays-Bas, p. 71-81.
- 361 Radford, I.J. et Cousens, R.D. (2000). Invasiveness and comparative life-history traits of exotic and indigenous *Senecio* species in Australia. *Oecologia*, 125: 531-542.
- 362 Rahbek, C. (1995). The elevational gradient of species richness : a uniform pattern ? *Journal of Ecography*, 18 (2): 200-205.
- 363 Rahbek, C. (1997). The relationship among area, elevation, and regional species richness in neotropical birds. *The American Naturalist*, 149 (5): 875-902.
- 364 Ramakrishnan, P.S. et Vitousek, P.M. (1989). Ecosystem-level processes and the consequences of biological invasions. In J.A. Drake, H.A. Mooney, F. Di Castri, R.H. Grove, F.J. Kruger, M. Rejmanek et M. Williamson (Ed.) *Biological invasions : a global perspective*. John Wiley & Sons, Chichester, Royaume-Uni, p. 281-300.
- 365 Raunet, M. (1991). *Le milieu physique et les sols de l'île de la Réunion : conséquences pour la mise en valeur agricole*. CIRAD, Montpellier, France, 438 p.
- 366 Rees, M. (1995). Community structure in sand dune annuals : is seed weight a key quantity ? *Journal of Ecology*, 83: 857-863.
- 367 Reichard, S.E. (1997). Prevention of invasive plant introductions on national and local levels. In J.O. Luken et J.W. Thieret (Ed.) *Assessment and management of plant invasions*. Springer, New York, Etats-Unis, p. 215-227.
- 368 Reichard, S.H. et Hamilton, C.W. (1997). Predicting invasion of woody plants introduced into North America. *Conservation Biology*, 11 (1): 193-203.

- 369 Rejmanek, M. (1995). What makes a species invasive ? In P. Pysek, K. Prach, M. Rejmanek et M. Wade (Ed.) *Plant invasions : general aspects and special problems*. SPB Academic Publishing, Amsterdam, Pays-Bas, p. 3-13.
- 370 Rejmanek, M. (1996). Species richness and resistance to invasions. In G. Orians, R. Dirzo et H. Cushman (Ed.) *Biodiversity and ecosystem processes in tropical forests*. Springer-Verlag, Berlin, Allemagne, p. 153-172.
- 371 Rejmanek, M. et Richardson, D.M. (1996). What attributes make some plant species more invasive ? *Ecology*, 77 (6): 1655-1661.
- 372 Richard, J.M.C. (1856). *Catalogue du Jardin de la Réunion*. Editions Lahuppe, Saint-Denis, La Réunion, 113 p.
- 373 Richardson, D.M. (1998). Forestry trees as invasive aliens. *Conservation Biology*, 12 (1): 18-26.
- 374 Richardson, D.M., Williams, P.A. et Hobbs, R.J. (1994). Pine invasions in the Southern Hemisphere : determinants of spread and invadability. *Journal of Biogeography*, 21: 511-527.
- 375 Risser, P.G. (1994). Biodiversity and ecosystem function. *Conservation Biology*, 9 (4): 742-746.
- 376 Rose, S. et Fairweather, P.G. (1997). Changes in floristic composition of urban bushland invaded by *Pittosporum undulatum* in Northern Sydney, Australia. *Australian Journal of Botany*, 45: 123-149.
- 377 Rosenzweig, M. (1992). Species diversity gradients : we know more and less than we thought. *Journal of Mammalogy*, 73 (4): 715-730.
- 378 Roux, J., Kemp, G.H.J. et Wingfield, M.J. (1995). Diseases of black wattle in South Africa - A review. *Suid-Afrikaanse Bosboutydskrif*, 174: 35-40.
- 379 Rykiel, E.J. (1985). Towards a definition of ecological disturbance. *Australian Journal of Ecology*, 10: 361-365.
- 380 Safford, R.J. (1997). A survey of the occurrence of native vegetation remnants on Mauritius in 1993. *Biological Conservation*, 80: 181-188.
- 381 Samways, M.J., Caldwell, P.M. et Osborn, R. (1996). Ground-living invertebrate assemblages in native, planted and invasive vegetation in South Africa. *Agriculture, Ecosystems and Environment*, 59: 19-32.
- 382 Schönau, A.P.G. et Aldworth, W.J.K. (1991). Site evaluation in Black Wattle with special reference to soil factors. *South African Journal of Forestry*, 156: 35-43.
- 383 Scott, J.K. (1996). Population ecology of *Chrysanthemoides monilifera* in South Africa : implications for its control in Australia. *Journal of Applied Ecology*, 33: 1496-1508.
- 384 Scott, S.J., Jones, R.A. et Williams, W.A. (1984). Review of data analysis methods for seed germination. *Crop Science*, 24: 1192-1199.
- 385 Scowcroft, P.G. (1997). Mass and nutrient dynamics of decaying litter from *Passiflora mollissima* and selected native species in a Hawaiian montane rain forest. *Journal of Tropical Ecology*, (13): 407-426.
- 386 Searle, S.D. (1997). *Acacia mearnsii* De Wild. (Black Wattle) in Australia. In A.G. Brown et H.C. Ko (Ed.) *Black wattle and its utilisation*. RIRDC, Kingston, Jamaïque, p. 1-12.
- 387 Sherry, S.P. (1971). *The Black Wattle (Acacia mearnsii De Wild.)*. University of Natal Press, Pietermaritzburg, Afrique du Sud, 402 p.
- 388 Shimizu, Y. et Tabata, H. (1985). Invasion of *Pinus lutchuensis* and its influence on the native forest on a Pacific island. *Journal of Biogeography*, 12: 195-207.
- 389 Simberloff, D. (1989). Which insect introductions succeed and which fail ? In J.A. Drake, H.A. Mooney, F. Di Castri, R.H. Groves, F.J. Kruger, M. Rejmanek et M. Williamson (Ed.) *Biological invasions - a global perspective*. John Wiley & Sons, Chichester, Royaume-Uni, p. 61-75.
- 390 Simberloff, D. (1990). Community effects of biological introductions and their implications for restoration. In D.R. Towns, C.H. Daugherty et I.A.E. Atkinson (Ed.) *Ecological restoration of New Zealand Island*. Conservation Sciences Publication. Department of Conservation, Wellington, Nouvelle-Zélande, p. 128-136.
- 391 Simberloff, D. (1992). Extinction, survival, and effects of birds introduced to the Mascarenes. *Acta Oecologica*, 13 (6): 663-678.
- 392 Simberloff, D. et Von Holle, B. (1999). Positive interactions of nonindigenous species : invasional meltdown ? *Biological invasions*, 1: 21-32.
- 393 Smirnov, V. et Tretyakov, K. (1998). Changes in aquatic plant communities on the island of Valaam due to invasion by the muskrat *Ondatra zibethicus* L. (Rodentia, Mammalia). *Biodiversity and Conservation*, 7: 673-690.
- 394 Smith, J.G. (1921). L'acacia decurrens. *Revue Agricole de l'île de la Réunion*, Année 1921: 189-193, 228-234 et 273-276.
- 395 Soustrade, I. et Mekdoud, R. (1999). *L'Armillaire à La Réunion : résultats d'une prospection (sept.-déc. 1998)*. Service de la Protection des Végétaux, Saint-Denis, La Réunion, 13 p.
- 396 Specht, R.L. (1972). *The vegetation of South Australia*. Government Printer, Adelaide, Australie, 328 p.

- 397 Srivastava, R.K. (1995). Wattle-helping in improving ecosystem and genetic condition. *Indian Forester*, 121 (4): 325.
- 398 Strasberg, D. (1994). *Dynamique des forêts tropicales de l'île de la Réunion : processus d'invasions et de régénération sur les coulées volcaniques*. Montpellier II, Montpellier, France, 178 p.
- 399 Strasberg, D. (1995). Processus d'invasion par les plantes introduites à la Réunion et dynamique de la végétation sur les coulées volcaniques. *Ecologie*, 26 (3): 169-180.
- 400 Stromayer, K.A.K. et Warnell, D. (1998). Chinese privet and the feeding ecology of white-tailed deer : the role of an exotic plant. *Journal of Wildlife management*, 62 (4): 1321-1329.
- 401 Stromberg, J.C., Gengarelly, L. et Rogers, B.F. (1997). Exotic herbaceous species in Arizona's riparian ecosystems. In J.H. Brock, M. Wade, P. Pysek et D. Green (Ed.) *Plant invasions : studies from North America and Europe*. Blackhuys Publishers, Leiden, Pays-Bas, p. 45-57.
- 402 Suarez, A.V., Bolger, D.T. et Case, T.J. (1998). Effects of fragmentation and invasion on native ant communities in coastal southern California. *Ecology*, 79 (6): 2041-2056.
- 403 Tang, C.Q. et Ohsawa, M. (1999). Altitudinal distribution of evergreen broad-leaved trees and their leaf-size pattern on a humid subtropical mountain, Mt Emei, Sichuan, China. *Plant Ecology*, 145: 221-233.
- 404 Tassin, J. (1999). Mimosacées invasives dans l'océan Indien occidental. *Le Flamboyant*, 51: 22-24.
- 405 Tassin, J. (2000). Introduction d'espèces pour la foresterie ou l'agroforesterie et risques d'invasions biologiques. In B. Krishnapillay. (Ed.) *Forests and society : the role of research*. XXI IUFRO World Congress, Kuala Lumpur, Malaisie, p. 471-472
- 406 Tassin, J. et Rivière, J.-N. (1998). Evaluation de l'impact des plantations forestières sur l'avifaune : application au littoral réunionnais. *Bois et Forêts des Tropiques*, 258: 37-47.
- 407 Tassin, J. et Rivière, J.-N. (1999). Plantes invasives à La Réunion. *Le Courrier de la Nature*, 177: 28-33.
- 408 Tassin, J. et Rivière, J.-N. (2001). Le rôle potentiel du *Leiothrix* jaune *Leiothrix lutea* dans la germination de plantes envahissantes à La Réunion (océan Indien). *Alauda*, 69 (3): 37-41.
- 409 Tassin, J., Orazio, C., Rivière, J.-N. et Gauvin, J. (1995). *Rapport d'activités 1995 - Programme d'expérimentations forestières et agroforestières à La Réunion*. CIRAD-Forêt, Saint-Pierre, La Réunion, 86 p.
- 410 Ter Braak, C.J.F. (1987). The analysis of vegetation-environment relationships by canonical correspondence analysis. *Vegetation*, 69: 69-77.
- 411 Ter Braak, C.J.F. (1988). Partial canonical correspondence analysis. In H.H. Bock (Ed.) *Classification and related methods of data Analysis*. Elsevier Science Publishers, p. 551-558.
- 412 Terborgh, J. (1977). Bird species diversity on an andean elevational gradient. *Ecology*, 58: 1007-1019.
- 413 Thébaud, C. et Strasberg, D. (1997). Plant dispersal in fragmented landscapes : a field study of woody colonization in rainforest remnants of the Mascarene archipelago. In W.F. Laurance et R.O. Bierregaard (Ed.) *Tropical forest remnants : ecology, management, and conservation of fragmented communities*. The University of Chicago Press, Chicago, Etats-Unis, p. 321-332.
- 414 Thiollay, J.M. (1980). L'évolution des peuplements d'oiseaux le long d'un gradient altitudinal dans l'Himalaya central. *Revue d'Ecologie (Terre et Vie)*, 34: 199-269.
- 415 Thioulouse, J., Chessel, D., Dolédec, S. et Olivier, J.-M. (1997). ADE4 : a multivariate analysis and graphical display software. *Statistics and computing*, 7 (1): 75-83.
- 416 Thomas, L.K. (1998). Topographic alterations, forest structure, and invasion by english ivy (*Hedera helix* L.) in the Rock Creek Foodplain, Washington, D.C. *Natural Areas Journal*, 18: 164-168.
- 417 Thomas, S. (1993). Black Wattle (*Acacia mearnsii*) - A re-vitalised industry for Australia ? *Australian Forest Grower*, 16 (1): 1-5.
- 418 Thomasson, M. (1999). Réflexions sur la biodiversité : richesse, originalité et endémicité floristiques. *Acta Botanica Gallica*, 146 (4): 403-419.
- 419 Thompson, K., Hodgson, J.G. et Rich, C.G. (1995). Native and alien plants : more of the same ? *Ecography*, 18: 390-402.
- 420 Thompson, R.T. et Marshall, J.E. (1980). A taxonomic study of *Phalacrus uniformis* (Coleoptera : Phalacridae), an australian beetle now established in New Zealand. *New Zealand Journal of Zoology*, 7: 407-416.
- 421 Tilman, D. (1988). *Plant strategies and the dynamics and structure of plant communities*. Princeton University Press, Princeton, New Jersey, 360 p.
- 422 Tilman, D. (1999). The ecological consequences of changes in biodiversity : a search for general principles. *Ecology*, 80 (5): 1455-1474.
- 423 Tilman, D. et Downing, J.A. (1994). Biodiversity and stability in grasslands. *Nature*, 367: 363-365.
- 424 Traveset, A. (1999). La importancia de los mutualismos para la conservacion de la biodiversidad en ecosistemas insulares. *Revista Chilena de Historia Natural*, 72: 527-538.
- 425 Trouette, E. (1898). *Introduction des végétaux à l'île de La Réunion*. Editions Lahuppe, Saint-Denis, La Réunion, 63 p.

- 426 Turk, D. et Keyser, H.H. (1992). Rhizobia that nodulate tree legumes: specificity of the host for nodulation and effectiveness. *Canadian Journal of Microbiology*, 38 (6): 451-460.
- 427 Usher, M.B., Brown, A.C. et Bedford, S.E. (1992). Plant species Richness in Farm Woodlands. *Forestry*, 65 (1): 1-13.
- 428 Van Andel, J. et Van den Bergh, J.-P. (1987). Disturbance of grasslands : outline of the theme. In J. Van Andel (Ed.) *Disturbance in grasslands*. Dr W. Junk Publishers, Dordrecht, p. 3-13.
- 429 Van der Maarel, E. (1993). Some remarks on disturbance and its relations to diversity and stability. *Journal of Vegetation Science*, 4: 733-736.
- 430 Van der Putten, W.H., Mortimer, S.R., Hedlund, K., Van Dijk, C., Brown, V.K., Leps, J., Rodriguez-Barrueco, C., Roy, J., Diaz Len, T.A., Gormsen, D., Korthals, G.W., Lavorel, S., Santa Regina, I. et Smilauer, P. (2000). Plant species diversity as a driver of early succession in abandoned fields : a multi-site approach. *Oecologia*, 124: 91-99.
- 431 Van Wilgen, B.W. et Richardson, D.M. (1985). The effects of alien shrub invasions on vegetation structure and fire behaviour in South African fynbos shrublands : a simulation study. *Journal of Applied Ecology*, 22: 955-966.
- 432 Van Wilgen, B.W., Little, P.R., Chapman, R.A., Görgens, A.H.M., Willems, T. et Marais, C. (1997). The sustainable development of water resources : history, financial costs, and benefits of alien plant control programmes. *South African Journal of Science*, 93: 404-411.
- 433 Vaxelaire, D. (1995). *Vingt-et-un jours d'histoire - Ile de La Réunion*. Azalées Editions, Saint-Denis, La Réunion, 182 p.
- 434 Vazquez, J.A. et Givnish, T. (1998). Altitudinal gradients in tropical forest composition, structure, and diversity in the Sierra de Manantlan. *Journal of Ecology*, 86: 999-1020.
- 435 Versfeld, D.B. et Van Wilgen, B.W. (1986). Impact of woody aliens on ecosystem properties. In I.A.W. Macdonald, F.J. Kruger et A.A. Ferrar (Ed.) *The ecology and management of biological invasions in Southern Africa*. Oxford University Press, Cape Town, Afrique du Sud, p. 239-246.
- 436 Vigne, J.D., Barnaud, G., Blondel, J., Bonnoil, J.L., Chapuis, J.L., Drouin, J.M., Foucault, A., Granjon, L. et Orliac, M. (1997). *Iles : vivre entre ciel et mer*. Editions Nathan, Muséum national d'Histoire naturelle, Paris, France, 127 p.
- 437 Vitousek, P.M. (1990). Biological invasions and ecosystem processes : towards an integration of population biology and ecosystem studies. *Oikos*, 57: 7-13.
- 438 Vitousek, P.M. et Walker, L.R. (1989). Biological invasion by *Myrica faya* in Hawaii : plant demography, nitrogen fixation, ecosystem effects. *Ecological Monographs*, 59 (3): 247-265.
- 439 Vitousek, P.M., Loope, L.L. et Stone, C.P. (1987). Introduced species in Hawaii : biological effects and opportunities for ecological research. *Trends in Ecology and Evolution*, 2 (7): 224-227.
- 440 Vitousek, P.M., D'Antonio, C.M., Loope, L.L., Rejmanek, M. et Westbrooks, R. (1997). Introduced species : a significant component of human-caused global change. *New Zealand Journal of Ecology*, 21 (1): 1-16.
- 441 Von Mueller, F. (1877). *Introduction to botanic teachings at the schools of Victoria*. Melbourne, Australie, 152 p.
- 442 Voss, W.A. et Sander, M. (1981). Aves observadas numa monocultura de acacia-negra, *Acacia mollissima* Wild., nos arredores de Sao Leopoldo, RS. *Brasil-Florestal*, 11 (46): 7-15.
- 443 Wade, M. (1997). Predicting plant invasions : making a start. In J.H. Brock, M. Wade, P. Pysek et D. Green (Ed.) *Plant invasions : Studies from North America and Europe*. Backhuys Publishers, Leiden, Pays-Bas, p. 1-18.
- 444 Walker, B.H. (1992). Biodiversity and ecological redundancy. *Conservation Biology*, 6 (1): 18-23.
- 445 Walker, L.R. et Smith, S.D. (1997). Impacts of invasive plants on community and ecosystem properties. In J.O. Luken et J.W. Thieret (Ed.) *Assessment and management of plant invasions*. Springer, New York, Etats-Unis, p. 69-86.
- 446 Wallace, A.R. (1881). *Island Life*. Prometheus books, New York, Etats-Unis, 522 p.
- 447 Wardle, D.A., Zackrisson, O., Hörnberg, G. et Gallet, C. (1997). The influence of island area on ecosystem properties. *Science*, 277: 1296-1299.
- 448 Webb, C.J., Sykes, W.R. et Garrok, J. (1988). *Flora of New-Zealand*. Christchurch, Nouvelle-Zélande, 1365 p.
- 449 Weiss, P.W. (1984). Seed characteristics and regeneration of some species in invaded coastal communities. *Australian Journal of Ecology*, 9: 99-106.
- 450 Weiss, P.W. et Noble, I.R. (1984). Interactions between seedlings of *Chrysanthemoides monilifera* and *Acacia longifolia*. *Australian Journal of Ecology*, 9: 107-115.
- 451 Wester, L.L. et Wood, H.B. (1977). Koster's Curse (*Clidemia hirta*), a weed pest in Hawaiian forests. *Environmental Conservation*, 4 (1): 35-41.

- 452 Westman, W.E. (1990). Park management of exotic plant species : problems and issues. *Conservation Biology*, 4 (3): 251-260.
- 453 Whittaker, R.H. et Niering, W.A. (1975). Vegetation of the Santa Catalina Mountains, Arizona. v. Biomass, production, and diversity along the elevation gradient. *Ecology*, 56: 771-790.
- 454 Whittaker, R.J. (1998). *Island biogeography : ecology, evolution and conservation*. Oxford University Press, Oxford, Royaume-Uni, 285 p.
- 455 Wiens, J.A. (1989). Spatial scaling in ecology. *Functional Ecology*, 3: 385-397.
- 456 Wilkinson, L. (1990). *SYSTAT : the system for statistics*. Evanston, Illinois, Etats- Unis, 677 p.
- 457 Williams, C.E. (1997). Potential valuable ecological functions of nonindigenous plants. In J.O. Luken et J.W. Thieret (Ed.) *Assessment and management of plant invasions*. Springer, New York, Etats-Unis, p. 26-34.
- 458 Williamson, M. (1996). *Biological invasions*. Chapman & Hall, Londres, Royaume-Uni, 244 p.
- 459 Williamson, M. (1998). Measuring the impact of plant invaders in Britain. In U. Starfinger, K.D. Edwards, I. Kowarik et M. Williamson (Ed.) *Plant invasions : ecological mechanisms and human responses*. Blackhuys Publishers, Leiden, Pays-Bas, p. 57-68.
- 460 Williamson, M. et Fitter, A. (1996). The varying success of invaders. *Ecology*, 77 (6): 1661-1666.
- 461 Willis, A.J., Memmott, J. et Forrester, R.I. (2000). Is there evidence for the post-invasion evolution of increased size among invasive plant species ? *Ecology Letters*, 3: 275-283.
- 462 Willson, M.F. et Traveset, A. (2000). The ecology of seed dispersal. In M. Fenner (Ed.) *Seeds : the ecology of regeneration of plant communities*. CABI Publishing, Wallingford, Royaume-Uni, p. 85-110.
- 463 Wilsey, B.J. et Potvin, C. (2000). Biodiversity and ecosystem functioning : importance of species evenness in an old field. *Ecology*, 81 (4): 887-892.
- 464 Wiser, S.K., Allen, R.B., Clinton, P.W. et Platt, K.H. (1998). Community structure and forest invasion by an exotic herb over 23 years. *Ecology*, 79 (6): 2071-2081.
- 465 Witkowski, E.T.F. (1991). Effects of invasive alien acacias on nutrient cycling in the coastal lowlands of the Cape Fynbos. *Journal of Applied Ecology*, 28: 1-15.
- 466 Woods, K.D. (1997). Community response to plant invasion. In J.O. Luken et J.W. Thieret (Ed.) *Assessment and management of plant invasions*. Springer, New York, Etats-Unis, p. 56-68.
- 467 Wyckoff, P.H. et Webb, S.L. (1996). Understorey influence of the invasive Norway maple (*Acer platanoides*). *Bulletin of the Torrey Botanical Club*, 123 (3): 197-205.
- 468 Zalba, S.M., Sonaglioni, M.I., Compagnoni, C.A. et Belenguer, C.J. (2000). Using a habitat model to assess the risk of invasion by an exotic plant. *Biological Conservation*, 93: 203-208.

RESUME

En milieu insulaire tropical, les taches d'invasion de plantes exotiques ligneuses constituent une composante importante des paysages agricoles. A défaut de diagnostic, leur dynamique et leur importance environnementale restent méconnues. Ses amples gradients écologiques et la rapide transformation de ses paysages font de La Réunion un site modèle pour conduire un tel diagnostic. *Acacia mearnsii* y présente une large distribution et constitue lui-même une plante exotique modèle. L'objectif de l'étude est de fournir un diagnostic à partir d'une boîte à outils méthodologiques transposable à d'autres sites et d'autres plantes.

Pour ce faire, les traits biologiques de *A. mearnsii* et les changements d'occupation des sols favorables à la colonisation d'espaces agricoles ont d'abord été analysés. La variabilité spatiale des patrons de reproduction a été analysée ainsi que les principaux traits de la germination. Puis la dynamique spatio-temporelle de l'invasion a été étudiée à l'aide de photographies aériennes couvrant une cinquantaine d'années. Dans un deuxième temps, l'impact sur la biodiversité a été étudié à trois niveaux d'organisation de l'invasion (paysages, faciès d'invasion et bois). Les communautés d'oiseaux et de plantes à fleurs ont été choisis comme indicateurs. L'analyse multivariée des couples communauté-milieu a porté sur des jeux de relevés correspondant à ces niveaux d'organisation.

L'étude montre que la stratégie de reproduction de *A. mearnsii* repose principalement sur la forte allocation des ressources à la fructification, la variabilité altitudinale des patrons phénologiques et la rapide entrée en dormance des graines. L'analyse des dynamiques spatio-temporelles révèle des situations contrastées entre l'ouest et le sud, qui sont assujetties au déclin du géranium et à l'essor de l'élevage bovin. La confrontation des dynamiques et des structures des unités de paysages permet d'expliciter ces situations. A l'échelle des paysages, l'altitude et la forêt primaire prévalent sur l'invasion s'agissant de la composition de la biodiversité. Aux niveaux plus fins, *A. mearnsii* conditionne la composition biologique des milieux envahis. Ces éléments sont discutés comme base de réflexion pour analyser l'impact des invasions de plantes dans des paysages agricoles et mettre en place un cadre de lutte.

Mots-clés : plante envahissante, écologie du paysage, phénologie, germination, biodiversité, échelle, *Acacia mearnsii*, Ile de La Réunion

Abstract

Invasion patches of woody plants are a main part of rural landscapes inside of insular biomes. But knowledge is poor concerning these patch dynamics and their environmental effects. Providing large ecological gradients and very changeable landscapes, Réunion island is an appropriate model to set up a diagnostic of such invasions. In this island, *Acacia mearnsii* has a large range and can be considered as an opportune plant model. The main objective of the thesis is to provide a diagnostic based on transposable methods usable on other sites and plants.

This way, we have analysed the biological attributes of *A. mearnsii* and the landscape turnover which favorish colonization. Spatial variability of breeding patterns and main germination traits have been also observed. Then, the spatio-temporal dynamics of the plant invasion have been studied from aerial photographs covering about fifty years. As a second time, we studied the impact on biodiversity, refering to three different organization levels (landscapes, patch aggregates, woodlots) and using birds and flowering plants as indicators. Multivariate analysis has been used on the data sets collected at the three levels of organization which have been retained.

This work shows that breeding strategy of *A. mearnsii* is based on a strong allocation of resources to fructification, a variability of phenologic patters with elevation, and a fast outbreak of seed dormancy. The analysis of spatio-temporal dynamics reveals constrasts between western and southern regions, linked to the decline of pelargonium cultivation, and the development of animal production. These contrasts are enforced with the confrontation of the dynamics and the structures of landscape units. At the landscape level, biodiversity is overhanded by the effects of altitude and indigenou vegetation. At lower levels, the composition of the biotic communities is partially determined by *A. mearnsii*. These points are discussed as tools for evaluating the impact of plant invasions in rural landscapes and setting up strategies for limiting the invasions.

Key words: plant invader, landscape ecology, phenology, germination, biodiversity, scale, *Acacia mearnsii*, La Réunion Island

Titre : Dynamiques et conséquences de l'invasion de paysages agricoles par des espèces ligneuses : exemple de *Acacia mearnsii* De Wild. dans les Hauts de La Réunion

Abstract :

Invasion patches of woody plants are a main part of rural landscapes inside of insular biomes. But knowledge is poor concerning these patch dynamics and their environmental effects. Providing large ecological gradients and very changeable landscapes, Réunion island is an appropriate model to set up a diagnostic of such invasions. In this island, *Acacia mearnsii* has a large range and can be considered as an opportune plant model. The main objective of the thesis is to provide a diagnostic based on transposable methods usable on other sites and plants.

This way, we have analysed the biological attributes of *A. mearnsii* and the landscape turnover which favorish colonization. Spatial variability of breeding patterns and main germination traits have been also observed. Then, the spatio-temporal dynamics of the plant invasion have been studied from aerial photographs covering about fifty years. As a second time, we studied the impact on biodiversity, referring to three different organization levels (landscapes, patch aggregates, woodlots) and using birds and flowering plants as indicators. Multivariate analysis has been used on the data sets collected at the three levels of organization which have been retained.

This work reveals that breeding strategy of *A. mearnsii* is based on a strong allocation of resources to fructification, a variability of phenologic pattens with elevation, and a fast outbreak of seed dormancy. The analysis of spatio-temporal dynamics reveals contrasts between western and southern regions, linked to the decline of pelargonium cultivation, and the development of animal production. These contrasts are enforced with the confrontation of the dynamics and the structures of landscape units. At the landscape level, biodiversity is overhanded by the effects of altitude and indigenous vegetation. At lower levels, the composition of the biotic communities is partially determined by *A. mearnsii*. These points are discussed as tools for evaluating the impact of plant invasions in rural landscapes and setting up strategies for limiting the invasions.

Auteur : TASSIN, Jacques

Titre : Dynamiques et conséquences de l'invasion de paysages agricoles par des espèces ligneuses : exemple de *Acacia mearnsii* De Wild. dans les Hauts de La Réunion

Directeur de Thèse : LAUGA Jacques

Lieu et date de soutenance : Toulouse III, 23 janvier 2002

Résumé :

En milieu insulaire tropical, les taches d'invasion de plantes exotiques ligneuses constituent une composante importante des paysages agricoles. A défaut de diagnostic, leur dynamique et leur importance environnementale restent méconnues. Ses amples gradients écologiques et la rapide transformation de ses paysages font de La Réunion un site modèle pour conduire un tel diagnostic. *Acacia mearnsii* y présente une large distribution et constitue lui-même une plante exotique modèle. L'objectif de l'étude est de fournir un diagnostic à partir d'une boîte à outils méthodologiques transposable à d'autres sites et d'autres plantes.

Pour ce faire, les traits biologiques de *A. mearnsii* et les changements d'occupation des sols favorables à la colonisation d'espaces agricoles ont d'abord été analysés. La variabilité spatiale des patrons de reproduction a été analysée ainsi que les principaux traits de la germination. Puis la dynamique spatio-temporelle de l'invasion a été étudiée à l'aide de photographies aériennes couvrant une cinquantaine d'années. Dans un deuxième temps, l'impact sur la biodiversité a été étudié à trois niveaux d'organisation de l'invasion (paysages, faciès d'invasion et bois). Les communautés d'oiseaux et de plantes à fleurs ont été choisis comme indicateurs. L'analyse multivariée des couples communauté-milieu a porté sur des jeux de relevés correspondant à ces niveaux d'organisation.

L'étude montre que la stratégie de reproduction de *A. mearnsii* repose principalement sur la forte allocation des ressources à la fructification, la variabilité altitudinale des patrons phénologiques et la rapide entrée en dormance des graines. L'analyse des dynamiques spatio-temporelles révèle des situations contrastées entre l'ouest et le sud, qui sont assujetties au déclin du géranium et à l'essor de l'élevage bovin. La confrontation des dynamiques et des structures des unités de paysages permet d'explicitier ces situations. A l'échelle des paysages, l'altitude et la forêt primaire prévalent sur l'invasion s'agissant de la composition de la biodiversité. Aux niveaux plus fins, *A. mearnsii* conditionne la composition biologique des milieux envahis. Ces éléments sont discutés comme base de réflexion pour analyser l'impact des invasions de plantes dans des paysages agricoles et mettre en place un cadre de lutte.

Mots-clés : plante envahissante, écologie du paysage, phénologie, germination, biodiversité, échelle, *Acacia mearnsii*, Ile de La Réunion

Discipline administrative : Ecologie

Intitulé et adresse du laboratoire : CIRAD-FORET, 7 Chemin de l'IRAT, Ligne Paradis, F-97410 Saint-Pierre, La Réunion.